



EESTI MAAÜLIKOOL
Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Keili Sikk

**REGIONAALSED ERINEVUSED ALPI RISTIKU (*Trifolium alpestre* L.)
POPULATSIOONIDE FUNKTSIONAALSETES TUNNUSTES**

REGIONAL DIFFERENCES IN FUNCTIONAL TRAIT VARIABILITY IN TRIFOLIUM
ALPESTRE

Magistritöö

Vee ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia õppekava

Juhendaja: vanemteadur Lauri Laanisto PhD

Tartu 2019

Eesti Maaülikool		Magistritöö lühikokkuvõte	
Kreutzwaldi 1, Tartu 51006			
Autor: Keili Sikk		Õppekava: Vee ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia	
Pealkiri: Regionaalsed erinevused alpi ristiku (<i>Trifolium alpestre</i> L.) populatsioonide funktsionaalsetes tunnustes			
Lehekülgi: 53	Jooniseid: 20	Tabeleid: 1	Lisasid: 1
Osakond / Õppetool: Elurikkuse ja loodusturismi õppetool ETIS-e teadusvaldkond ja CERC S-i kood: B270 Taimeökoloogia Juhendaja(d): vanemteadur Lauri Laanisto PhD Kaitsmiskoht ja -aasta: Tartu 2019			
<p>Käesolevas tööd uuritakse alpi ristiku (<i>Trifolium alpestre</i> L.) areaali põhjapiiril (Eestis) ning keskosas (Tšehhi ja Poola) paiknevaid populatsioone ning keskkonnatingimuste mõju nende kohasusele. Töö on bakalaureusetöö edasiarendus - varasemalt on uuritud alpi ristiku põhjapiiril ehk Eestis kasvavaid populatsioone.</p> <p>Töö eesmärgiks on välja selgitada kas alpi ristiku indiviidide kohasus ja liigisisene varieeruvus on leviala piiril ja keskosas erinev.</p> <p>Tööd kasutatud andmete kogumiseks tehti välitöid nii Eestis, Tšehhi kui Poola kasvukohtades. Populatsioonides tehti 1m² taimeruudud, mille sees mõõdeti taimede kõrgus, üldkatvus, määrati liigid. Taimeruudu keskelt võeti igas populatsioonis kaksikümneid taimed, mis hiljem kuivatati ja herbariseeriti. Herbariseeritud taimedel mõõdeti morfoloogilised tunnused – võsu kõrgus, lehtede koguarv, õisikute arv, leherootsude pikkus, lehelaba ning õisikute pikkus ja laius ning lehti lehe eripind. Andmete analüüsimisel ja andmestiku koostamisel kasutati programme MS Excel 2010, ImageJ ja statistikataarkvara Statistica 8.0. Rohkem kui kahe kategooriaga analüüside puhul testiti rühmadevahelisi erinevusi ühemõõtmelise dispersioonianalüüsi ja Tukey <i>post-hoc</i>-testiga.</p> <p>Töö tulemustest selgus, et Alpi ristiku indiviidide kohasus on leviala eri piirkondades erinev – leviala piiril ehk Eesti populatsioonides on kohasus madalam kui keskosas, kuid erinevusi leiti ka leviala keskosa ehk Tšehhi ja Poola populatsioonide osas. Ka liigisisene varieeruvus oli leviala eri osades erinev. Olulisi erinevusi esines lehe suuruse liigisiseses varieeruvuses, mis oli Tšehhi populatsioonidega võrreldes oluliselt suurem Poola ja Eesti populatsioonides.</p> <p>Käesolevat tööd võib kasutada uurimustes, mis keskenduvad laiema geograafilise gradiendiga liigisisese varieeruvuse mustrite väljaselgitamisele.</p>			
Märksõnad: alpi ristik, levikupiir, keskkonnatingimused, funktsionaalsed tunnused, kohasus, liigisisene varieeruvus			

Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51006		Abstract of Master's Thesis	
Author: Keili Sikk		Curriculum: Applied biology of aquatic and terrestrial ecosystems	
Title: Regional differences in functional trait variability in <i>Trifolium alpestre</i>			
Pages: 53	Figures: 20	Tables: 1	Appendixes: 1
Department / Chair: Chair of Biodiversity and Nature tourism			
Field of research and (CERC S) code: B270 Plant Ecology			
Supervisors: Lauri Laanisto			
Place and date: Tartu 2019			
<p>In this Master's thesis populations, environmental conditions and fitness of purple globe clover (<i>Trifolium alpestre</i> L.) located on the northern edge and in the centre of its distribution area were studied. This work is an continuation on Bachelor's thesis on Estonian purple globe clover's populations on the edge of northern distribution range and the main limiting factors affecting their viability.</p> <p>The objective of this Master's thesis was to determine if fitness and intraspecific variability of alpine globe clover individuals are different at the edge and in the central of its distribution area.</p> <p>To collect the data, populations located in Estonia, Czech Republic and Poland were studied. In all the populations 1m² plots were made, plant height and vegetation coverage were measured, and species identified. Out of every population, twenty individuals of purple globe clover were collected, dried and herborized. Functional traits – plant height, total number of leaves and flowerheads, lenght of the petiole, lenght and width of the leaf and flowerhead and specific leaf area were measured in the laboratory. To compose and analyze the data, MS Excel 2010, Statistica 8.0 and ImageJ were used. To determine statistically significant differences between the means of groups, univariate analysis of variance and <i>Tukey-hoc</i>-test was used.</p> <p>The results revealed that fitness in purple globe clover differs throughout distribution ranges - in the edge of the distribution range (in Estonia) fitness is lower than in the middle of the distribution range, although differences were also found in the middle populations (in Czechia and Poland). There were significant differences in intraspecific variation in leaf size, which was higher in populations located in Poland and Estonia.</p> <p>This study may be used in researches concentrating on revealing interspecies variety patterns with a wider geographic gradient.</p>			
Keywords: purple globe clover, distribution area, environmental conditions, plant fitness, functional traits, intraspecific variation			

SISUKORD

SISUKORD	4
SISSEJUHATUS	5
1. LEVIKUPIIR	7
2. TAIME FUNKTSIONAALSED TUNNUSED.....	10
2.1 Lehe eripind ehk SLA	11
2.3 Taime kõrgus	12
2.3 Lehtede pindala	12
3. LIIGI LEVIK JA BIOLOOGIA	13
3.1 Levik.....	13
3.2 Kasvukohaeelistused	14
3.3 Alpi ristiku morfoloogia ja bioloogia	14
4. MATERJAL JA METOODIKA	17
4.1 Uurimisalad	17
Tšehhi populatsioonid	17
Poola populatsioonid	18
Eesti populatsioonid	18
4.2 Mõõtmised populatsioonides.....	19
4.3 Mõõtmised laboris.....	19
4.4 Andmeanalüüs	20
5. TULEMUSED.....	21
6. ARUTELU	40
KOKKUVÕTE.....	43
SUMMARY	45
KASUTATUD KIRJANDUS	47
LISAD.....	52
Lisa 1. Lihtlitsents lõputöö salvestamiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks	53
ning juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta	53

SISSEJUHATUS

Alpi ristik (*Trifolium Alpestre* L.) on mitmeaastane liblikõieline rohhtaim, mis on looduslikult levinud Euroopa ida-, kesk- ja lõunaosas ning Kaukaasias (Lauber *et. al* 2012). Taime leviku põhjapiiriks on Taani ja Eesti. Lätis kohtab teda harva, Leedus on liik juba sagedasem.

Maailma Looduskaitse Liidu (IUCN) koostatud ohustatud liikide punase raamatu kohaselt kuulub alpi ristik kategooriasse *Least Concern* ehk „soodsas seisundis“ (IUCN 2019). Kuigi liigil pole tõsiseid spetsiifilisi ohutegureid, on paljud leviala piirkonnad märgitud lokaalselt ohustatuks (Osborne 2011). Alpi ristiku kasvukohti ohustavad peamised tegurid on poollooduslike koosluste hooldamise lõpetamine ning intensiivne metsamajandus (Kaljund *et. al* 2018). Eestis on alpi ristik haruldane ning kuulub III kategooria kaitsealuste taimeliikide hulka (Looduskaitse seadus § 10 lg4).

Liikide levikupiiri mõjutavad nii ökoloogilised keskkonnategurid kui evolutsioonilised faktorid. Regionaalsetest erinevustest ja kasvutingimustest tulenevalt võivad äärealade populatsioonid levila keskmesse jäävatest oluliselt erineda (Abeli *et. al* 2014). Liigi levila põhjapiiril asuvad populatsioonid kogevad suure tõenäosusega karmimad ökoloogilisi tingimusi kui levila keskosas paiknevad populatsioonid (Csergő *et. al* 2010). Piiripealsetel aladel on raskemad ökoloogilised tingimused, mistõttu on sealsed isendid rohkem stressis (Parsons 1991), arvatavasti vähem elujõulisemad ning ohualtid väljasuremisele (Abeli *et. al* 2004). Uurimise aluseks on võetud populatsioonid, mis paiknevad liigi leviala servas ning keskosas. Töö jaoks vajalikke andmeid koguti leviku põhjapiirilt Eestist ning leviku keskosa kasvukohtadest Poolas ja Tšehhis.

Taimedel võib loendada väga palju erinevaid funktsionaalseid tunnuseid, mida on võimalik mõõta, seostada taimede kohasusega ning koosluste kirjeldamiseks omavahel võrrelda (Pérez-Harguindeguy 2013). Käesolevas töös uuritakse eelkõige tunnuseid, mis on kõige enam keskkonnast sõltuvad.

Käesoleva töö eesmärgiks on välja selgitada, kuidas keskkonnatingimused mõjutavad alpi ristiku populatsioonide funktsionaalseid tunnuseid leviala eri osades – liigi leviala servas ehk

põhjapiiril (Eesti populatsioonid) ning leviala keskosas (Tšehhi ja Poola populatsioonid). Võttes arvesse populatsioonide kasvukohtade erinevused, püütakse välja selgitada:

- 1) kas alpi ristiku indiviidide kohasus on leviala piiril ja keskosas erinev;
- 2) kas alpi ristiku liigisisene varieeruvus on leviala piiril ja keskosas erinev.

Töö koosneb kuuest peatükist. Esimene peatükk seletab lahti, mis on levikupiir ning leviala piiril olevate liikide uurimise ning kaitse vajaduse. Teine peatükk – taime funktsionaalsed tunnused annab ülevaate funktsionaalsete tunnuste olemusest ning seletab lahti töös uuritud tunnused. Kolmas peatükk kirjeldab magistritööd uuritava taimeliigi – alpi ristiku levikut ja bioloogiat. Neljandas peatükis antakse ülevaade uuritud populatsioonidest, välitöödest, tegemistest laboris ning andmeanalüüsist. Viiendas peatükid esitatakse tulemused ning kuues peatükk koosneb arutelu osast.

Käesoleva töö valmimiseks olid abiks juhendaja vanemteadur Lauri Laanisto ja peaspetsialist Karin Kaljund. Samuti tänan välitööde andmete kogujaid doktorant Tiit Hallikmad ja doktorant Marilin Mõttepi ning laboratorsete tööde juhendajat peaspetsialisti Aigi Ilvest igakülgse abi ning toetuse eest.

1. LEVIKUPIIR

Igal taimeliigil on oma looduslik levikuala ehk geograafiline piirkond, kus liik kasvab. Hardie ja Hutchings (2010) sõnul eristatakse elusteaduses liigi levila geograafilist ja ökoloogilist piiri ning levila piirid on omakorda paika pandud ökoloogiliste keskkonnategurite ja evolutsiooniliste faktorite mõjul.

Liigi leviala geograafiliseks piiriks võivad olla mäed, mered, kõrbed, orud, kanjonid või muud geograafilised takistused. Taolised tõkked tekitavad populatsioonide vahel füüsilise isolatsiooni, mis võib mõjutada liigi levikupiiri. Liikide levikupiiri mõjutavad ökoloogilised faktorid jaotuvad biootilisteks ja abiootilisteks keskkonnateguriteks. Biootilisteks ehk eluslooduse teguriteks on organismidevahelised suhted, näiteks kisklus, sümbioos, konkurents ja parasiitlus. Abiootilisteks ehk eluta looduse teguriteks on kõiksugu kliimategurid, näiteks sademed, päikesevalgus, temperatuur; ning elukeskkonna tegurid, näiteks mulla happesus, soolsus, mineraalühendid, vesi, õhk, asukoha geoloogia jne (Gaston 2003). Abiootiliste tegurite kompleksi – kliimat on juba pikka aega peetud üheks oluliseks faktoriks, mis piirab liikide levikut ruumis. Kliimal võivad olla nii kaudsed kui otsesed mõjud liikide levikualade laienemisele või ahenemisele (Sexton *et. al* 2009). On täheldatud, et koos keskkonnatingimuste, eriti temperatuuri muutumisega nihkuvad tihti ka liikide levikupiirid (Gaston 2003).

Levila piire paika panevateks evolutsioonilisteks faktoriteks on looduslik valik ehk valik kindlate omadustega isendite suunas, ning liigi kohanemisvõime (Hardie & Hutchings 2010). Alates Darwini teooriast on loodusliku valiku roll taimede ja loomade morfoloogiliste, füsioloogiliste ning käitumuslike kohastumuste kujundamises põlvkondade kestel olnud elu ja selle mitmekesisuse mõistmise tuumaks (Lenski 2017). Selleks, et looduslik valik kutsuks esile evolutsioonilise muutuse, on tarvis varieerumist sama liigi indiviidide seas (Hanski 2018). Et looduslik valik saaks mõjutada indiviidi fenotüüpi, peab varieeruvus olema vähemalt mingil määral päranduv. Fenotüübid on siinkohal kõik isendil mõõdetavad morfoloogilised, füsioloogilised ja käitumuslikud tunnused (Hanski 2018). Lenski (2017) sõnul on uued ning täpsed avastused näidanud, kuidas biokeemilised, geneetilised ja molekulaarsed protsessid väljendavad neid organismi omadusi isendi eluajal.

Kuna taimed on sessiilsed ehk püsipaiksed organismid, peavad nad taluma neid ümbritsevaid keskkonnatingimusi (Jung *et al.* 2014), ning vastavalt keskkonnatingimuste muutustele nende muutustega kohanema ehk adapteeruma. Võrdluseks saab tuua loomad, kes liikuvate organismidena üldjuhul vahetavad tingimuste muutudes oma asupaika (Guo *et al.* 2005). Laia levikuareaaliga liikide puhul varieeruvad keskkonnatingimused vastavalt kasvukoha geograafilisele asukohale. Väidetavalt on ökotüübi keskosas on liigi püsimajäämine edulisem ja kindlam kui servaalal (Hiesey *et al.* 1942). Äärealade tingimustes on sageli ebasoodsam või populatsiooni tuumikaladest erinev kasvukoht, mistõttu võivad taimed neis tingimustes olla rohkem stressis (Parsons 1991). Levikuala äärealadel kasvavad populatsioonid võivad olla tundlikumad ning haavatavamad kui levila keskosa populatsioonid. Äärealade populatsioonid võivad muutuda rohkem vastuvõtlikuks patogeenidele või kiskjatele, kuna peavad taluma füsioloogilist stressi (Briers 2003), mille tõttu suunatakse energia pigem stressi või muudatustega toimetulekule kui kaitsemehhanismide rakendamisele. Stressitingimustes võib aga toimuda kiirem evolutsioon (Parsons 1991, Sexton *et al.* 2009), kuna perifeersetes populatsioonides on olemasolevate liikide ümberkohastumine ning uute liikide teke tõenäolisem (Hampe & Petit 2005). Hampe ja Petit (2005) sõnul on liigiteke ja kohastumine võimalik, kuna piiripealsetes ökoloogilistes tingimustes võib olla eelis tuumikalas maha surutud teistsuguste omadustega või erilise fenotüübiga isenditel.

Liigi levila põhjapiiril asuvad populatsioonid võivad kogeda karmimad ökoloogilisi tingimusi kui levila keskosas paiknevad populatsioonid (Csörgő *et al.* 2010). Sellest tulenevalt võivad äärealade populatsioonid levila keskmesse jäävatest oluliselt erineda (Abeli *et al.* 2014). Perifeersed ehk äärealade populatsioonid on sageli väiksemad kui levila keskosale lähemal olevad populatsioonid (Channell 2004). Abeli *et al.* (2014) sõnul kipuvad äärealadel asuvad populatsioonid olema üldiselt ka hõredamalt asustatud. Kuna perifeersed populatsioonid on väiksemad ja hõredamalt asustatud, on nad tõenäoliselt vähem võimelised säilitama geneetilist mitmekesisust kui keskmises asuvad populatsioonid (Channell 2004) ning on seetõttu vähem elujõulised ja ohualtid väljasuremisele (Abeli *et al.* 2014).

Väiksema geneetilise mitmekesisuse põhjuseks peetakse geenitriivi (Sexton *et al.* 2009). Levila põhjapiiril olevatel populatsioonidel võib toimuda pudelikaelaefekt, mis on geenitriivi erivorm (Hardie & Hutchings 2010) või asutajaefekt (Kull 2015). Korduvad pudelikaelaefektid ja asutajaefekt on Kull (2015) sõnul tingitud ajaloolisest mõjust ning asjaolust, et karmides keskkonnaoludes on populatsioonid ebastabiilsed. Pudelikaelaefekti puhul toimub populatsiooni arvukuse järsk langemine ning algsest, oma kindla geenifondiga populatsioonist

jäävad alles mõned üksikud isendid, kellest kujuneb uus populatsioon (Primack *et al.* 2008). Asutaja- ehk rajajaefekt tuleneb sellest, kui uut populatsiooni asustab väikse arvukusega isendirühm, äärmisel juhul üksikisendid, kes on pärit mingist suurest populatsioonist. Asutajaefekti korral on uue populatsiooni geenifond suure tõenäosusega emapopulatsiooni omast märkimisväärselt erinev ning geneetiline mitmekesisus väike (Viikmaa 1996).

Nii looduskaitsest kui üleüldisest ökosüsteemide toimimise seisukohast on koosluste püsijäämine tähtis. Levikupiiril asuvate populatsioonide uurimine ja kaitsemine on oluline elurikkuse säilimise seisukohalt, kuid samas omab ka evolutsioonilist tähtsust. Äärealadel kasvavate populatsioonide uurimine aitab mõista protsesse, mis toimuvad liigi levila laienemisel, ahenemisel või hoopis liigitekkes (Holt 2003). Taimede käitumismustrite tundmisel võib taimepopulatsioonide ümberasustamine päästa paljud liigid väljasuremisohust.

2. TAIME FUNKTSIONAALSED TUNNUSED

Erinevate koosluste ja neis leiduvate eluvormide kirjeldamiseks, uurimiseks ja analüüsimiseks tehakse ökoloogilisi klassifikatsioone. Klassifitseerimist kasutatakse eluslooduse ja selle toimimise mõistmise lihtsustamiseks (Diaz & Cabido 2001). Keskenduda võib näiteks funktsionaalsete tunnuste, elustrateegiate ja kasvuvormide määramisele. Üks viis taimeliike klassifitseerida on nende funktsionaalsete tüüpide järgi. Taime funktsionaalsed tüübid on taimeliikide grupid, mis reageerivad keskkonnateguritele sarnaselt ning mis toimivad ökosüsteemi funktsioneerimisel sarnaselt (Gitay & Noble 1997). Hea analoogia leiame loomaökoloogiast, kus liike klassifitseeritakse samamoodi nende ökosüsteemis toimimise alusel funktsionaalsetesse rühmadesse – kiskjad, herbivoorid, raipesööjad jne. Diaz ja Cabido (2001) sõnul sõltub klassifitseerimine uuringu eesmärgist, selle ulatusest, ökosüsteemi protsessidest või huvi pakkuvatest keskkonnafaktoritest.

Funktsionaalseid tüüpe iseloomustavad kindlad funktsionaalsed tunnused. Taimedel võib loendada väga palju erinevaid tunnuseid, mida on võimalik mõõta, seostada otsesemalt või kaudsemalt taimede kohasusega, ning koosluste kirjeldamiseks omavahel võrrelda (Pérez-Harguindeguy 2013). Weither *et al.* (1999) peavad peamiseks funktsionaalseteks tunnusteks lehe eripinda ja veesisaldust, taime kõrgust, klonaalsust, elukäiku, seemne massi, kuju ja levikuvähi, taime õitsemise algust, võsu tihedust ning võsu taastumise võimekust peale häiringuid. Funktsionaalsete tunnuste alla lähevad ka taime maa-alused tunnused, näiteks juurte sügavus (Väljaots 2008). Vastavalt uurimisobjektile tuleb uurimiseks välja valida kõige sobivamad tunnused, ning asjasse vähem või tõenäoliselt üldse mitte puutuvad tähelepanu alt välja jätta (Weither *et al.* 1999). Näiteks kui uurida taimede levikuga seotud protsesse ja mustreid, siis on mõistlik keskenduda eelkõige taimede levikut otseselt mõjutavate osade, nagu seemned, risoomid jms, uurimisele.

Taimede funktsionaalsete tunnuste ja nende mitmekesisuse tundmine aitab mõista ja ennustada, kuidas taimestiku omadused ja koosseis muutuvad piki geograafilisi gradiente (Diaz & Cabido 2001; McGill *et al.* 2006). Funktsionaalsed tunnused lähtuvad kohastumisest, seega sõltub nende varieeruvus indiviide ümbritsevatest abiootilistest ja biootilistest tingimustest (Albert *et*

al. 2011). Kooskasvavate taimeliikide tunnuste erinevust on võrreldud näiteks selleks, et uurida seost liigirikkuse ja tunnuste varieeruvuse vahel erinevates keskkonnatingimustes (Price *et al.* 2017). Funktsionaalsete tunnuste varieeruvuse võrdlemine erinevate liikide ja kasvukeskkondade näitel annab aimu liikide reageerimisest juhul, kui nende kasvukeskkond peaks muutuma (Lemke *et al.* 2012).

Funktsionaalsete tunnuste abil saab uurida lisaks liikidevahelistele erinevustele ka liigisisest varieeruvust. Liigisisene varieeruvus tuleneb nii pärilikust geneetilisest varieeruvusest kui fenotüüpilisest plastilisusest ning esindab tunnuste väärtuste ulatust, mida näitavad erinevates keskkondades kasvavad isendid ja populatsioonid (Violle *et al.* 2007). On tõestatud, et suurema fenotüübilise varieeruvusega liigid võivad tulevaste laiaskaalaliste keskkonnamuudatustega kergemini kohaneda kui liigid, mille varieeruvus on väike või olematu (Lemke *et al.* 2012). Mõistmine, kuidas liigisisene tunnuste varieeruvus reageerib abiootilistele ja biootilistele piirangutele on hädavajalik selleks, et ennustada, kuidas globaalne keskkonnamuutus kooslusi mõjutab (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2015). Eriti oluline on see nüüdisajal, mil inimtegevuse mõjul toimuvad muutused on suuremahulised ja kiired.

Käesolevas töös on taime funktsionaalsete tunnuste uurimisel võetud aluseks lehe eripind ehk SLA, lehtede koguarv, lehe pikkus, laius, leherootsu pikkus, taime kõrgus, õisikute arv, õisikute pikkus ja laius, taime kogumass ning taimeosade (õisikud, lehed, varred) massid, taimeisendite kogupindala ning taimeosade pindalad.

2.1 Lehe eripind ehk SLA

Lehe eripind ehk SLA (*specific leaf area*) on lehe ühe külje pindala ja lehe kuivassi jagatis (Wilson *et al.* 1999), väljendatuna enamasti ühikutes mm²/mg või m² kg. SLA on seotud lehe struktuuri, kasvu ja fotosünteesi võimekusega (Awal *et al.* 2004) ning võib olla väga varieeruv. Eripinna varieeruvus võib olla tingitud keskkonna varieeruvusest nii ajas kui ruumis ning on keskkonnast oluliselt sõltub (Wilson *et al.* 1999). Ressursirikkas keskkonnas, kus on palju toitaineid ja valgust, on taimelehtedel enamasti suurem SLA väärtus kui ressursivaeses keskkonnas kasvavatel isenditel (Wilson *et al.* 1999). Kui kasvukohas on vähe valgust, on lehed tavaliselt suured ja õhukesed, kuna taim püüab om fotosünteesivat pinda maksimeerida ning on ressursinappuse pärast stressis (Cornelissen *et al.* 2003). Mida rohkem saab taim valgust, seda väiksem on lehe eripind ning vastupidi – mida pimedamas taim kasvab, seda

suurem on tema eripind ehk seda õhemad on lehed. Samas on teada, et mõndadel varjataluvatel alusmetsaliikidel võib olla märkimisväärselt suur lehe eripind (Cornelissen *et. al* 2003). Madala eripinna väärtusega taimed suunavad oma energia kättesaadud ressursside säilitamisse (Wilson *et. al* 1999), lehe struktuursesse kaitseesse ning kõrge eluea tagamisse (Cornelissen *et. al* 2003). Lehe eripinda saab määrata ka taimedel, millel pole lehti. Weiher *et. al* (1999) sõnul kasutatakse selleks enamasti kloroplaste sisaldavat vart, mis on funktsionaalselt lehtedega sarnane kude.

2.3 Taime kõrgus

Taime kõrgus defineeritakse kui vähim vahemaa tipmise fotosünteesilise koe piiri ja maapinna vahel, väljendatuna meetrites või sentimeetrites (Cornelissen *et. al* 2003). Taime kõrgus on oluline määraja, mis paneb paika liigi võime valgustingimuste nimel konkureerida (Moles *et. al* 2009). Diaz *et. al* (2016) sõnul on taime kõrgus seotud tema viljakusega, olles tugevas seoses taime elukäigutunnustega – reproduktsiooniajaga, seemnemassiga, elueaga ning mõjutades seenete arvu, mida taim aastast toota suudab (Moles & Leishman 2008). Lisaks on kõrgusel positiivne seos veel lehe pindala, biomassi, laiuskasvu ning juurte sügavuse vahel (Cornelissen *et. al* 2003). On tõestatud, et oluline suhe on ka taime kõrguse ja taluvusvõime või kasvukeskkonnast tingitud stressi vältimise vahel. Mittesobivad kliimatingimused või toitainete vaesus võivad viia taime stressiolukorda, milles tuleb taimel leida kompromiss kõrguskasvu panustamise ning stressitingimuste üleelamise vahel (Cornelissen *et. al* 2003).

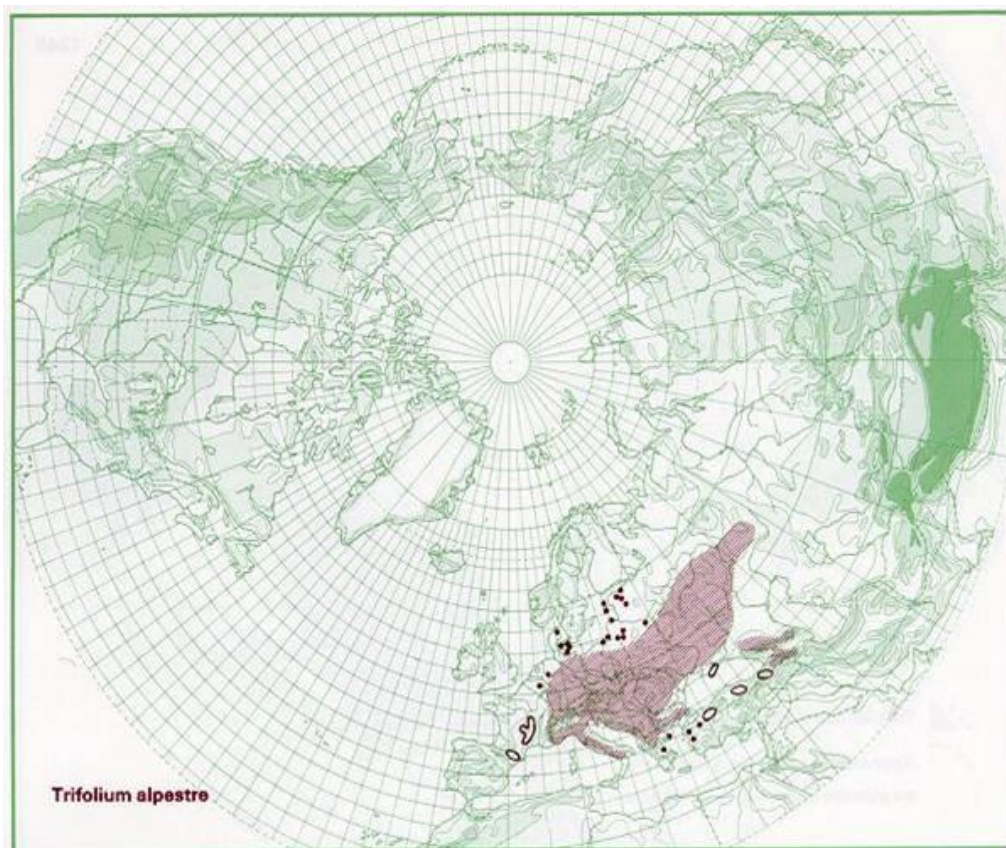
2.3 Lehtede pindala

Lehe pindala on lehe või lehelaba ühepoolne projekteeritud pind, väljendatuna tavaliselt mm². Lehe suurus mõjutab oluliselt lehe vee- ja energia tasakaalu. Lehtede pindala varieerumine on seotud kliimatingimuste, geoloogia, kõrguse ja laiuskraadi varieerumisega, millest tingituna on kuuma-, külma-, kiirgus-, või põuastressi tõttu lehtede pindala suhteliselt väike. Lehtede puudumine on samuti oluline funktsionaalne tunnus ning sel juhul arvestatakse lehe suuruseks “0”. (Cornelissen *et. al* 2003)

3. LIIGI LEVIK JA BIOLOOGIA

3.1 Levik

Alpi ristiku (*Trifolium alpestre* L.) looduslik leviala hõlmab Euroopa ida-, kesk- ja lõunaosa ehk Krimmi poolsaare mägiseid alasid ning Kaukaasiat (vt Joonis 1). Mäestikes ulatub leviala subalpiinse regioonini, Alpides kuni 2500 meetri kõrguseni merepinnast (Lauber *et. al* 2012). Liik on suhteliselt laialdaselt levinud ka Prantsusmaa idaosas ning registreeritud Pürenee mäestiku edelaosas (Assotsiatsioon Tela Botanica 2010). Leviala põhjapiiriks on Eesti ja Taani (Coombe 1968).



Joonis 1. Alpi ristiku levik maailmas (Hultén & Fries 1986)

Levikuala on alpi ristikul küllaltki fragmenteerunud – levikualaigud ulatuvad tuummassiivist nii lõunasse kui ka läände (Joonis 1). Levikuala põhjaosas paiknevad vaid mõned leiukohad. GBIF andmebaasi järgi alpi ristikul on paar leiukohta Rootsis, kuid liik on seal väga haruldane, kasvades vaid Gotlandil (Anderberg 2000). Eestis on alpi ristik samuti väga haruldane ning

kasvab ainult Saaremaa lääneosas (Kukk 1999). Varasemalt, enne 1970. aastat on Eesti taimede uue levikuatlase tööversiooni (2018) järgi liiki leitud ka Hiiumaalt, kuid kaasaegseid leiukohti seal enam pole. Taanis on liik samuti harv leid. Taani loodusagentuuri (2016) andmetel võib teda kohata vaid Meremaal. Lätis on taim haruldane, kasvades peamiselt vaid riigi kaguosas (Tabaka *et. al* 1996), täpsemalt Daugava jõe piirkonnas (Roze 2015), männimetsade ääres (Kreile 2005). Leedus pole liik enam haruldane, riigi lõuna- ja idapiirkondades on alpi ristik juba sagedasem ja tavaline (Tabaka *et. al* 1996). Leviku tuummassiivi jäävad Euroopa lõuna-lääne- ja idapoolsemad piirkonnad, näiteks Poola, Valgevene, Tsehhi, Ukraina, Moldova jt ning Kaukaasia regioonid.

3.2 Kasvukohaelistused

Alpi ristik on nõudlik kuivuse ja soojuse suhtes (Eichwald *et. al* 1959). Alpi ristik kasvab peamiselt kuivades hõredates metsades ja metsaservadel (Kukk 2013). Kasvukohtadest eelistab taim kuivi, toitainetevaeseid ja poolvarjulisi alasid, niisketes paikades ta ei kasva. Sobivaimateks kasvukohtadeks ongi kuivad tammesegametsad, metsaservad ja kuivad niidud (Rothmaler 2011), kuid kasvab ka nõlvadel, kinkudel, kuivadel raiesmikkudel ja puisniitudel (Eichwald *et. al* 1959), samuti karjamaadel (Zohary & Heller 1984). Kukk, 1999 sõnul kuulub alpi ristik aperofüütide ehk mõõdukat kuni tugevat inimõju eelistava taimeliigi alla ning eelistab seega muudetud kooslusi. Mulla happesuse suhtes eelistab alpi ristik kasvada neutraalsel kuni nõrgalt happelisel pinnasel (Rothmaler 2011).

3.3 Alpi ristiku morfoloogia ja bioloogia

Alpi ristik on mitmeaastane liblikõieline rohttaim. Juur on tal tugev ning sageli maa-aluste võsunditega (Eichwald *et. al* 1959). Peajuur on püsiv ning annab külgharusid (Rothmaler 2011). Varred on taimel samuti tugevad, harunemata ning asetsevad mitmekaupa. Varred on alusel tõusvad või püstised ning eriti tipmises osas lidus karvadega. Varre pikkus jääb vahemikku 20-50 cm (Eichwald *et. al* 1959).

Lehed on kolmetised, lehekesed lineaalsed, nahkjad ning ühtlaselt tumerohelised (eElurikkus 2017). Lehekesed on 2-6 cm pikkused ja 0,6-1,2 (1,5) cm laiused, asetsevad lühikestel rootsudel, on kitsas-elliptilised või süstjad, teritunud tipuga (Talts 1966). Lehekesed on enam-vähem võrdse laiusega (Kukk 2013). Leheservad on korrapäratult hambulised, külgedelt enam või vähem tihedalt karvased, eriti alumisel küljel. Lehed on teravalt esile ulatuvate

külgsoontega. Taimel on ka abilehed, mis on süstja kujuga, karvased ning enam kui pooleni oma pikkusest leherootsuga kokku kasvanud (Talts 1966). Abilehtede pikkus on kuni 5 cm. Ülemises osas on abilehed naaskeljad ning ripsmelise servaga. Leherootsud on alpi ristikul karvased, ülemised rootsud on lühemad kui alumised (Eichwald *et. al* 1959).

Alpi ristik õitseb juunist juulini (Kukk 2013). Taim on tuntud ka kui hea meetaim (Eichwald *et. al* 1959). Õite värvus on tumelillakaspunane (eElurikkus). Alpi ristiku kroon on samuti tumelillakaspunane, kuid võrreldes seda kahe sarnase liigi – keskmise ristiku (*Trifolium medium*) ja aastistikuga (*Trifolium pratense*), on kroon tumedam. Õiekroon on kuni 1,5 cm pikk ning kuni kahe kolmandikuni putkena kokku kasvanud. Alpi ristikul on õie tupp 20 soonega (Raudsepp 1981), kuid sarnastel liikidel – keskmisel, punasel ja aasristikul 10 soonega (Eichwald *et. al* 1959). Õied asetsevad väga lühikestel raagudel, 60-100 (120) kaupa tihedates nuttides ehk peajates õisikutes (vt Joonis 2)(Eichwald *et. al* 1959).



Joonis 2. Alpi ristiku (*Trifolium alpestre* L.) õisik (autor K. Kaljund)

Kuna alpi ristik pole isetolmleja, vajab ta risttolmlemiseks putukaid (Kaljund *et. al* 2018). Võimalikeks tolmeldajateks on liblikad (Rothmaler 2011), kuid sarnaselt teiste ristiku perekonna liikidega – punase ristiku (*T. pratense*) ja valge ristikuga (*T. repens*), on nende peamisteks tolmeldajateks kimalased (Leduc *et. al* 1990).

Alpi ristik paljuneb sugulisel teel seemnetega ning vegetatiivselt risoomidega. Seemned levivad peamiselt loomlevi kaudu, tuulega levimise viisi peetakse harvaks ja juhuslikuks (Rothmaler 2011). See, kas taim paljuneb suguliselt või vegetatiivselt kloonide kaudu sõltub

olemasolevatest kasvukohatingimustest ning liigi bioloogilistest omadustest. Kuna alpi ristik on putuktolmleja, määravad seemnete hulga tolmeldajate olemasolu ning tolmeldajate olemasolu ja arvukuse määravad omakorda kasvukohatingimused. Alpi ristiku lõunapoolsetes ehk levila keskosas paiknevates populatsioonides on soodsamad tingimused ning sellest lähtuvalt ülekaalus seemneline paljunemine ning põhjapoolsetes populatsioonides tulenevalt keskkonnatingimustest vegetatiivne paljunemine. Kaljund *et. al* (2018) uurimuse tulemusena selgus, et liigi levila põhjapiiril ehk Eesti populatsioonides toimub ulatuslik klonaalne paljunemine, seemneline paljunemine on vähene ning seemned langevad enamasti maha emataime lähiümbrusesse. Klonaalne paljunemine võib tõsta alpi ristiku elujõulisust, kui keskkonnatingimustest tulenevalt ei suuda liik seemnetega paljuneda. Üks isend ehk kloon võib hõivata populatsiooni piires ulatusliku ala (Kaljund *et. al* 2018). Vegetatiivne paljunemine ja kloonide kasv toimub uute risoomide hargnemise kaudu. Risoomid paiknevad enamasti 5–6 cm sügavusel mullas (Kaljund *et. al* 2018). Käesoleva töö eesmärgiks on välja selgitada, kuidas keskkonnatingimused mõjutavad alpi ristiku populatsioonide funktsionaalseid tunnuseid leviala eri osades – liigi levila servas ehk põhjapiiril (Eesti populatsioonid) ning leviala keskosas (Tšehhi ja Poola populatsioonid). Riikide populatsioonid on jaotunud optimaalsusgradiendil. Eesti populatsioonides on eeldatavasti kõige ebaoptimaalsemad abiootilised keskkonnatingimused ehk taimedel on kõige suurem stress. Tšehhi populatsioonid asuvad küll leviala keskmes, kuid on eeldatavasti keskmise stressitasemega, kuna paiknevad mägedes, kus kliimatingimused on karmimad. Poola populatsioonides on oletatavasti kõige optimaalsemad kasvukohatingimused. Võttes arvesse populatsioonide kasvukohtade erinevused, püütakse välja selgitada:

- 1) kas alpi ristiku indiviidide kohasus on leviala piiril ja keskosas erinev;
- 2) kas alpi ristiku liigisisene varieeruvus on leviala piiril ja keskosas erinev?

4. MATERJAL JA METOODIKA

4.1 Uurimisalad

Uurimise aluseks on võetud nii liigi leviala servas kui ka keskosas paiknevad populatsioonid, seega töö jaoks vajalikke andmeid koguti leviku põhjapiirilt ehk Eestist ning leviku keskmes asuvatest kasvukohtadest Poolas ja Tšehhis.

Eesti populatsioonide andmete kogumiseks tehti välitöid 2016. ning 2017. aasta juulis. Tšehhi populatsioonidest koguti materjal 2016. aasta juunis ning välitööd Poolas toimusid 2017. aasta juulis.

Tšehhi populatsioonid

Tšehhis paiknesid populatsioonid mägisematel aladel, seega olid sealsed kliimaatilised tingimused võrreldes Eesti ja Poolaga veidi erinevamad. Tšehhi populatsioonid paiknesid teineteisest geograafiliselt eemal, peamiselt Praha ümbruses. Tšehhi populatsioonid nimetati lühenditega vastavalt asukohale. Nendeks olid MK (Malé Kyšice), ET (Nový Jáchymov), ZD (Zdejcina), BD (Budišov), HO (Hodov), KO (Koda), ja B (Bubovice). Populatsioonid MK, ET, ZD, KO ja B asusid Křivoklátsko maastikukaitseala ligiduses, mis paikneb Praha suhtes edelas. Populatsioonid lühenditega HO ja BD jäid Prahast kaugemale, umbes 160 km kagu suunas. Malé Kyšice (MK) oli väike populatsioon põõgimetsas, ligikaudu 5x10m suurusel alal. Kõik võsud olid vegetatiivsed. Populatsioon Bubovice (B) asus kuival nõlval paikneval kultuuristatud niidul, mis oli ühelt küljelt piiratud põõgi- ja tammemetsaga. Populatsioon paiknes umbes 20x5 m alal. Taimed kasvasid kompaktse laiguna niidu-ja metsaserval, mõned isendid kasvasid ka metsateel. Koda (KO) taimekooslus asus kuival niidu kõrgemal ning järsul nõlval, osa alast oli päiksele täiesti avatud, osa hõredalt kasvavate tammedega. Ala oli ilmselt aeg-ajalt karjatatav, kasvav taimestik hõre ja madal. Zdejcina (ZD) populatsioonis asus osa alast jäneskastikuga (*Calamagrostis epigejos*) kinnikasvaval hooldamta kultuurniidul ning teine osa niidu kõrval asuva hõreda männiku all, kus on hiljuti tehtud raiet. Taimed paiknesid üksteisest ruumiliselt eraldatud laikudena. Nový Jáchymov (ET) ala taimed asetsesid laikudena majandatava põõgi-tammemetsa servas ja autotee ääres. Taimestik oli üsna hõre. Hodovi (HO)

niimeline populatsioon kasvas raudtee- ja põlluvahelisel kuival ja liivasel niidulaigul ning kruusatee servas. HO populatsiooni ümbritsev taimeistik oli üsna tihe. Populatsioon nimega Budišov (BD) oli kserofiilne ehk kuivalembene niidulaik põllumaade vahel, kuival künkal. Taimestik oli väga hõre ning kasvukoht päiksele avatud. Populatsioon oli väike, võsud paiknesid kahes laigus, millest üks oli umbes 6x2m ja teine 4x4 m suurune.

Poola populatsioonid

Poola asub alpi ristiku leviala keskmes ning uuritud alad paiknesid sealsetel tasandikel, kus on liigi kasvuks kõige soodsamad tingimused. Poolas uuriti nelja populatsiooni, mis asusid Suwalki Maastikupargis (Suwalk Landscape Park), täpsemalt Turtuli paisjärve äärses piirkonnas. Populatsioonide tähistamiseks kasutati numbreid, vastavalt 1, 2, 3 ja 4. Populatsioon, mis on märgistatud numbriga „1“ kasvas kuival niidul oru jalamil. Oru põhjas oli paisutatud jõgi, mäe peal asus teraviljapõld. Niidul kasvasid mõned põõsad ja puud – h. sarapuu (*Corylus avellana*), h. pihlakas (*Sorbus aucuparia*), h. valgepöök (*Carpinus betulus*), pärn (*Tilia spp*) ja h. tamm (*Quercus robur*). Populatsioon number 2 taimed on kogutud samuti oru jalamilt. Puurindes kasvasid h. sarapuu, h. valgepöök ning istutatud kuused (*Picea abies*) ja männid (*Pinus sylvestris*). Populatsioon 3 asus kuival, päikesele avatud niidul, mille ümber kasvas mets. Umbes 20% alast oli kaetud mändidega. Populatsioon 4 paiknes kuival, päikesele avatud niidul, mis on ümbritsetud umbes hektari suuruse metsaga. Alal kasvasid mõned männid ning madalamal sanglepad (*Alnus glutinosa*).

Eesti populatsioonid

Eestis teostati tööd kuues populatsioonis, mis asuvad Lääne-Saaremaal, Viidumäe looduskaitsealal ning selle lähistel. Populatsioonid pandi kirja vastavalt kohale ja maamärkidele ning nimetati lühenditega. Viidumäe looduskaitsealal uuriti nelja populatsiooni. Neist asusid lähestikku, üksteisest ca 180 m kaugusel populatsioonid nimetustega IT (infotahvli vastas) ja ME (metsatee). Teine lähestikku asetsev populatsioonide paar oli LI (liinide alune) ja VT (Viidumäe tee), üksteisest vaid ca 15 meetri kaugusel. Viies ja kuues populatsioon, lühenditega NO ja HA, asusid Viidumäe looduskaitsealast eemal (vt Joonis 3). Nõmpa (NO) paikneb Viidumäe LKA-st ligikaudu 20 km kaugusel ning Hakjalast (HA) looduskaitsealale on ligikaudu 40 km. Eesti populatsioonid asusid Viidumäele iseloomulikus tamme alusmetsaga hõredas männikus, mida peetakse jäänukkoosluseks soojemast atlantilisest kliimaperioodist.

Osad populatsioonid kasvasid ka palumetsas, paiknedes peamiselt metsateede servades. Valgemates kohtades kasvasid taimed ka kaugemal metsa all. Taimkate metsatee servades oli liigirikas ja küllaltki tihe. Valgustingimused varieerusid populatsioonides sõltuvalt puurinde katvusest. Tihedama puistuga kohtades jõudis taimedeni vähem valgust (populatsioonid NO, IT, ME ja VT), ning seal võis lisaks tammele näha alusmetsas sirgumas veel harilikku vahtrat (*Acer platanoides*), h. pärna, h. türnpuud (*Rhamnus cathartica*) ja h. pihlakat. Populatsioonis HA kasvasid aga puud üsna hõredalt, mistõttu pääses valgus läbi võrade. Sellistes kohtades kasvas alusrindes rohkesti kadakat (*Juniperus communis*). Populatsioon LI (e liinialune) asus elektriliini all, mis tähendab, et ala on lagedaks raiutud ja valgusküllane. Seal kasvasid samuti kadakad ning väiksed tammed.

4.2 Mõõtmised populatsioonides

Liigisisel tasandil võivad kõrvalasuvad taimed mõjutada teiste liikide kasvu ja ellujäämist, hõivates ümbritseva ala ning piirates saadaolevat kasvuruumi (Harley & Bertness 1996). Populatsioonide taimkatte kirjeldamiseks tehti 1m² suurused prooviruudud, milles määrati domineerivad liigid, keskmine taimkatte katvus ning kõrgus. Keskmine kõrgus mõõdeti mõõdulindiga (cm), taimeliikide üldkatvust (%) ruudus hinnati silma järgi. Iga ruudu keskelt võeti alpi ristiku võsu, mis võeti kaasa ning herbariseeriti. Populatsioonide asukoha koordinaadid määrati GPSiga.

4.3 Mõõtmised laboris

Välitöödel korjatud taimed kuivatati toatemperatuuril ning herbariseeriti. Taimedel loeti üle lehtede koguarv ning õisikute arv. Herbariseeritud taimede morfoloogilised tunnused ehk varre pikkus, õisiku kõrgus ja laius mõõdeti joonlauaga ning väljendati sentimeetrites. Ristiku lehed on kolmetised, seega mõõdeti eraldi iga lehekese lehelaba pikkus, suurim laius ning leherootsu pikkus. Lehtede, varte ja õisikute pindala ning nende alusel kogupindala teada saamiseks eraldati teineteisest kõik funktsionaalsed taimeosad (lehed, vars ja õied) ning paigutati skannerile (Canon Lide 100). Skanneeringud salvestati ühevärvilise pildina. Iga taimeosa pindala leidmiseks kasutati programmi ImageJ, mis lähtus pikslite kokkulugemise meetodikast. Kõik skanneeringud tehti täpselt ühesuurused ning absoluutse pindala arvutamiseks kasutati 1x1 cm suurust „kalibratsiooniruudukest“. Lehtede, õisikute ja varte massi (g) leidmiseks

kaaluti taimeosad täppiskaaluga (PB303 DeltaRange). Iga mõõdetud taimeisendi kohta arvutati lehe eripind – lehtede pindala jagati nende kuivmassiga (Garnier *et. al* 2001).

4.4 Andmeanalüüs

Andmestiku koostamisel ja andmete analüüsimisel kasutati programme Microsoft Excel 2010 ja statistikatarkvara Statistica 8.0 (StatSoft 2007). Taimeosade pindalade leidmiseks kasutati programmi ImageJ.

Tulemused on esitatud karp-vurrud diagrammidena (joonised 3-20), millel on järgnev märgistus: must ruut karbi keskel tähistab valimi aritmeetilist keskväärtust; karp ise kirjeldab standardviga; vurrud kirjeldavad 95% usalduspiire; karpidest väljapoole jäävad mustad rombid aga erindeid. Rühmadevahelist erinevust kirjeldab F-testi olulisuse tõenäosus p . Rohkem kui kahe kategooriaga analüüside puhul testiti rühmadevahelisi erinevusi ühemõõtmelise dispersioonanalüüsi Tukey *post-hoc*-testiga.

Diagrammidel on eri riikide tulbad tähistatud erinevate tähtedega (A, B ja C). Selline tähistus näitab statistiliselt olulisi erinevusi vastavate tunnuste vahel eri riikides, ehk kõige suurema erinevusega riik on tähistatud A-tähega ning kõige väiksema erinevuse määra puhul on riik tähistatud C-tähega.

5. TULEMUSED

Käesoleva töö eesmärgiks on välja selgitada, kuidas keskkonnatingimused mõjutavad alpi ristiku populatsioonide funktsionaalseid tunnuseid leviala eri osades – liigi levila servas ehk põhjapiiril (Eesti populatsioonid) ning leviala keskosas (Tšehhi ja Poola populatsioonid). Võttes arvesse populatsioonide kasvukohtade erinevused, püütakse välja selgitada:

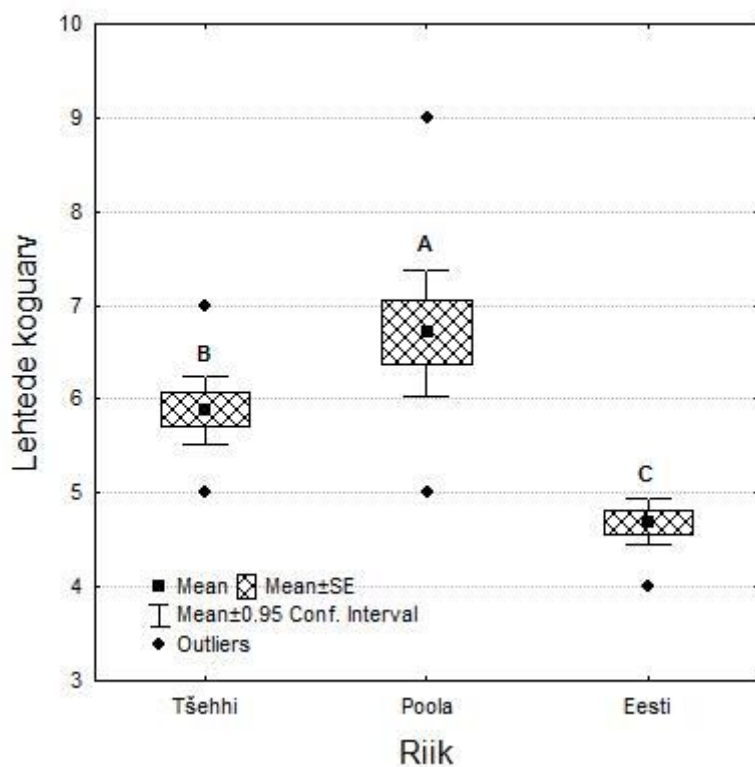
- 1) kas alpi ristiku indiviidide kohasus on leviala piiril ja keskosas erinev;
- 2) kas alpi ristiku liigisisene varieeruvus on leviala piiril ja keskosas erinev.

Tabel 1 iseloomustab töös esitatud karp-vurrud diagrammide (KVD) tulemusi.

Tabel 1. Karp-vunts diagrammide statistilised väärtused. Ühemõõtmelise dispersioonanalüüsi *ANOVA Univariate test for significance* statistikud MS (keskväärtuse ruut); F (F-statistik); ja p (olulisuse tõenäosus). Lisaks Tukey *post-hoc* analüüsi tulemused, mis näitavad riikidevaheliste erinevuste statistilist olulisust

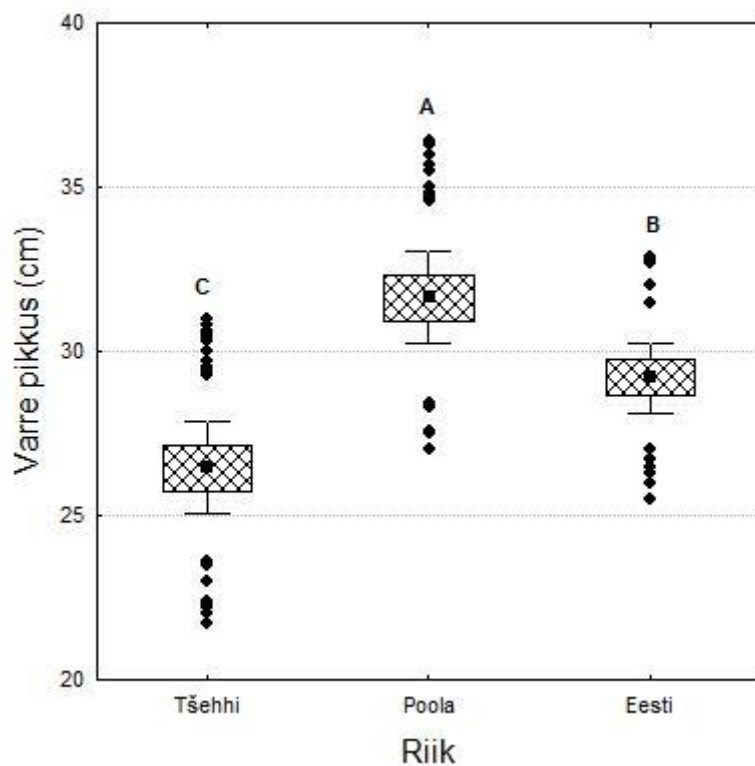
	<i>ANOVA Univariate test</i>			<i>Tukey post-hoc test</i>		
	MS	F	p	Tšehhi	Poola	Eesti
lehtede arv	104.07	22.65	0.00	b	a	c
varre pikkus	689	14.44	0.00	c	a	b
õisikute arv	17.6	51.68	0.00	b	a	b
õisiku pikkus	0.01	0.03	0.97	a	a	a
õisiku laius	0.24	1.68	0.19	a	a	a
lehe pikkus	5.35	17.71	0.00	b	b	a
lehe laius	0.07	6.70	0.00	a	b	a
lehe pikkuse CV	0.12	10.48	0.00	b	a	a
lehe laiuse CV	0.05	5.29	0.01	b	ab	a
leherootsu pikkus	21.71	13.98	0.00	b	a	a
taime kogumass	3.58	67.28	0.00	b	a	b
lehtede mass	0.24	37.91	0.00	b	a	B
varte mass	0.58	47.88	0.00	c	a	B
õisikute mass	0.42	47.51	0.00	b	a	B
kogupindala	2359.0	17.59	0.00	c	a	B
lehtede pindala	555.3	5.83	0.00	b	a	B
õisikute pindala	155.03	40.26	0.00	c	a	B
SLA	34532	43.74	0.00	b	c	a

Joonisel 3 on näidatud erinevused Tšehhi, Poola ja Eesti populatsioonide isendite lehtede koguarvu vahel. Võrdluse aluseks on võetud mõõdetud tunnuste keskmised väärtused. Jooniselt võib näha, et lehtede arv on kõige suurem Poolas, kus on keskmiselt 6,6 lehte isendi kohta. Tšehhis on ühel isendil keskmiselt 5,9 lehte ning Eestis keskmiselt 4,8 lehte isendi kohta. Kõik need erinevused on statistiliselt olulised.



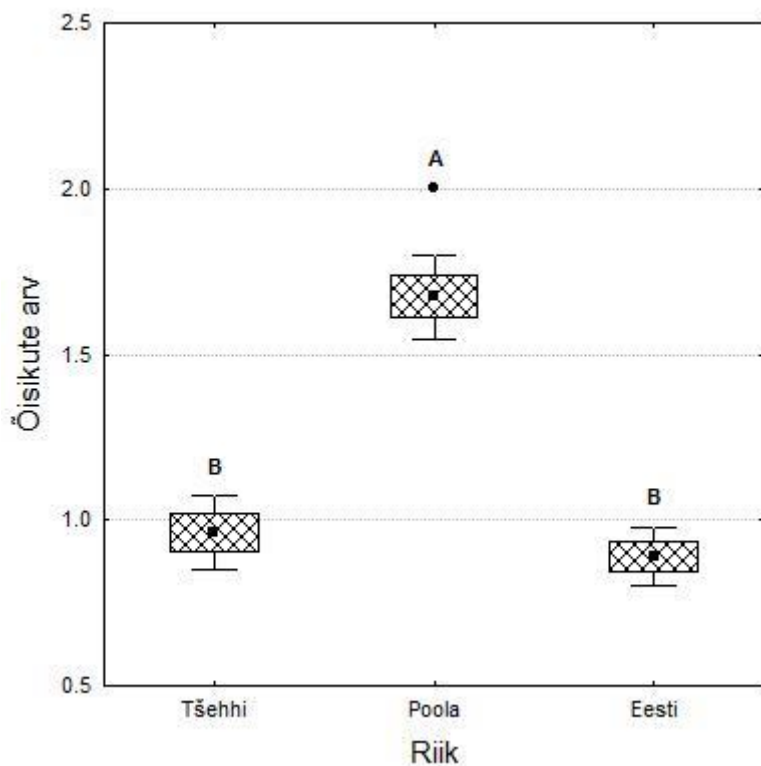
Joonis 3. Kogutud taimeisendite keskmine kehtede koguarv eri riikides kasvavates populatsioonides. Tulemused on esitatud karp-vurrud diagrammidena (joonised 3-20), millel on järgnev märgistus: must ruut karbi keskel tähistab valimi aritmeetilist keskväärtust; karp ise kirjeldab standardviga; vurrud kirjeldavad 95% usalduspiire; karpidest väljapoole jäävad mustad rombid aga erindeid. Rühmadevahelise erinevust kirjeldab F-testi olulisuse tõenäosus p . Kuna analüüsid oli rohkem kui kaks kategooriat, siis testiti rühmadevahelisi erinevusi lisaks veel ka ühemõõtmelise dispersioonanalüüsi Tukey *post-hoc*-testiga – vastavad märgistused (a) on esitatud iga diagrammi kohal. Vastava analüüsi täpsemad statistikud leiab Tabelist 1.

Joonisel 4 on välja toodud erinevused eri riikides kasvavate alpi ristiku isendite varre pikkuse vahel. Vastava karp-vurr diagrammi järgi on varre pikkus kõige suurem Poola populatsioonides ning väikseim Tšehhi populatsioonides. Poolas on keskmine varre pikkus 32 cm, Eestis 29 cm ning Tšehhis ligikaudu 27 cm. Kõik need erinevused on sttistiliselt olulised.



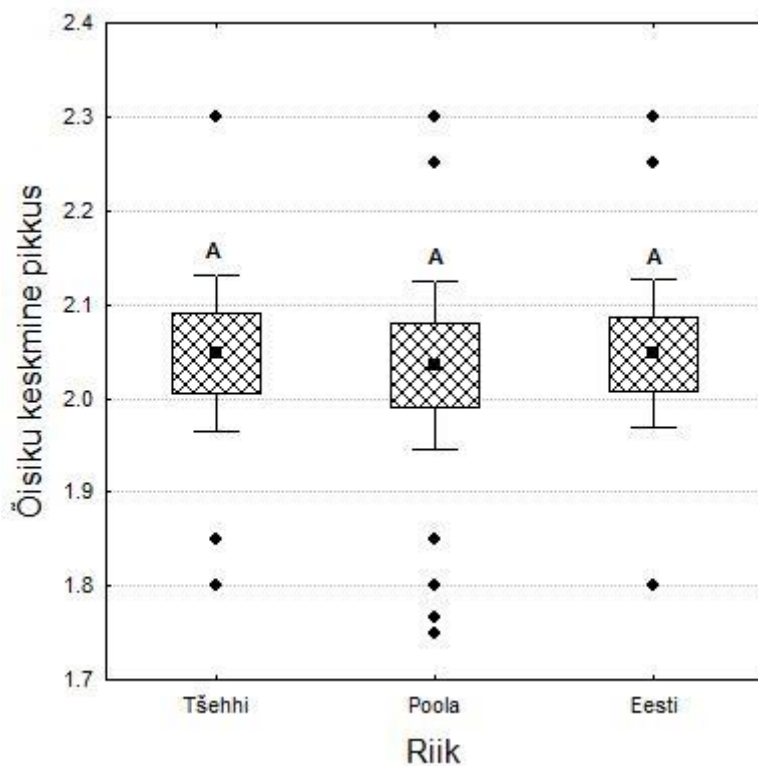
Joonis 4. Taimeisendite varte keskmine pikkus (sentimeetrites) eri riikides kasvavates populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel number 5 on näha, et kõige rohkem õisikuid esines Poola populatsioonide taimedel. Ühel isendil oli Poolas keskmiselt 1,6 õisikut, Tšehhis keskmiselt vähem kui üks õisik isendi kohta ning Eestis saadi keskmiseks arvaks 0,8. Poola populatsioonide isendite keskmiselt suurem õisikute arv oli statistiliselt oluliselt erinev Eesti ja Tšehhi populatsioonide õisikute arvust.



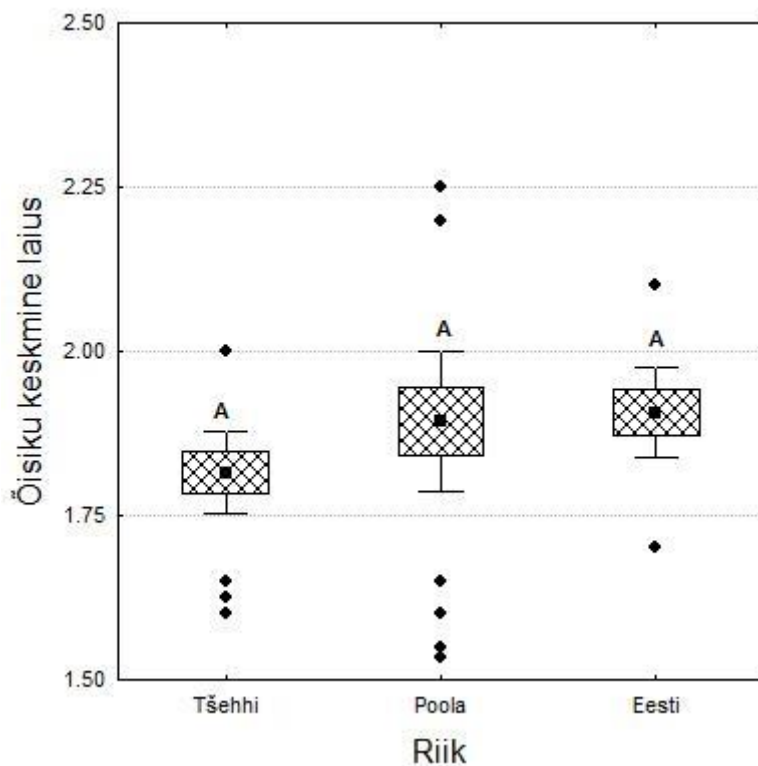
Joonis 5. Kogutud taimeisendite õisikute keskmine arv Tšehhi, Poola ja Eesti populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonis 6 väljendab õisikute keskmiste pikkuste väärtusi. Allolevalt karp-vurrud diagrammilt on näha, et Tšehhi isenditel saadi keskmiseks pikkuseks ligikaudu 2,05 cm, Poolas 2,04 cm ning Eestis samuti 2,05 cm. Riikidevahelised erinevused ei olnud statistiliselt olulised.



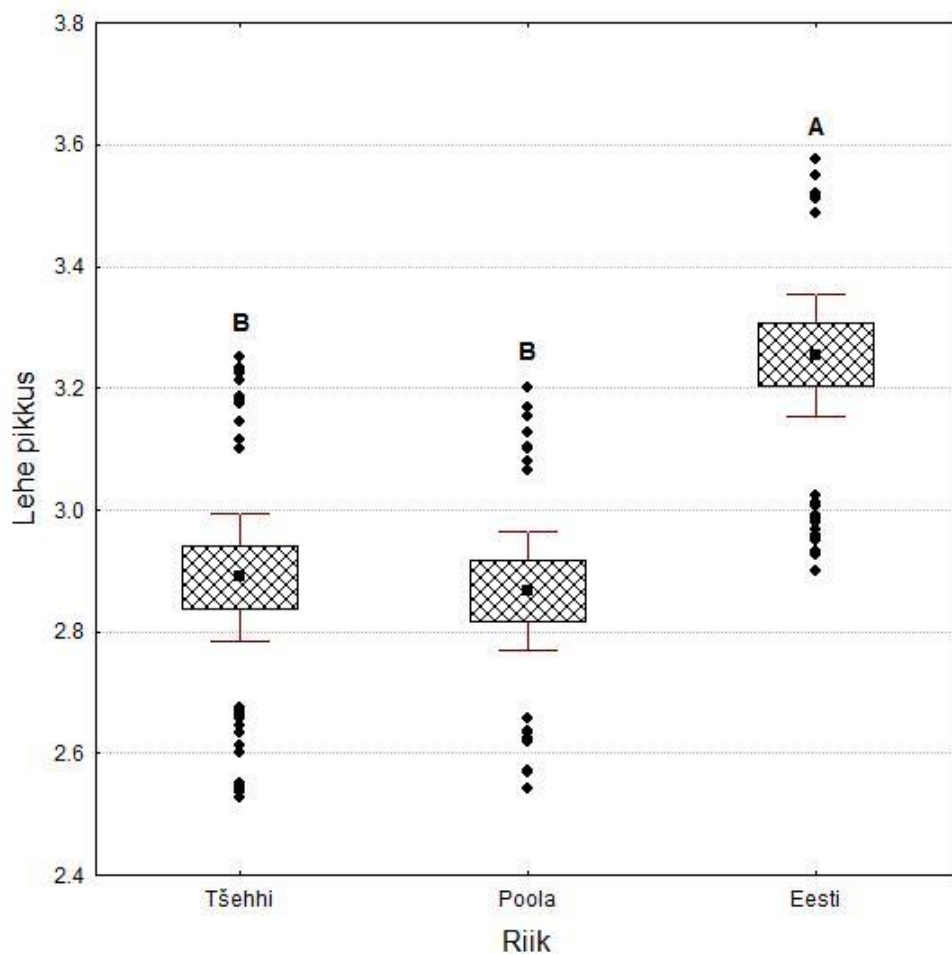
Joonis 6. Kogutud taimeisendite õisikute keskmine pikkus (sentimeetrites) Tšehhi, Poola ja Eesti populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel 7 on välja toodud õisikute keskmise laiuse ulatus uuritavates riikides. Diagrammi kohaselt on õisiku laius kõige suurem Eesti populatsioonide taimedel – vastavalt 1,85cm ning väikseim Tšehhi isenditel – 1,80 cm. Poolas saadi õisiku keskmiseks laiuseks ligikaudu 1,84 cm. Riikidevahelised erinevused ei olnud statistiliselt olulised.



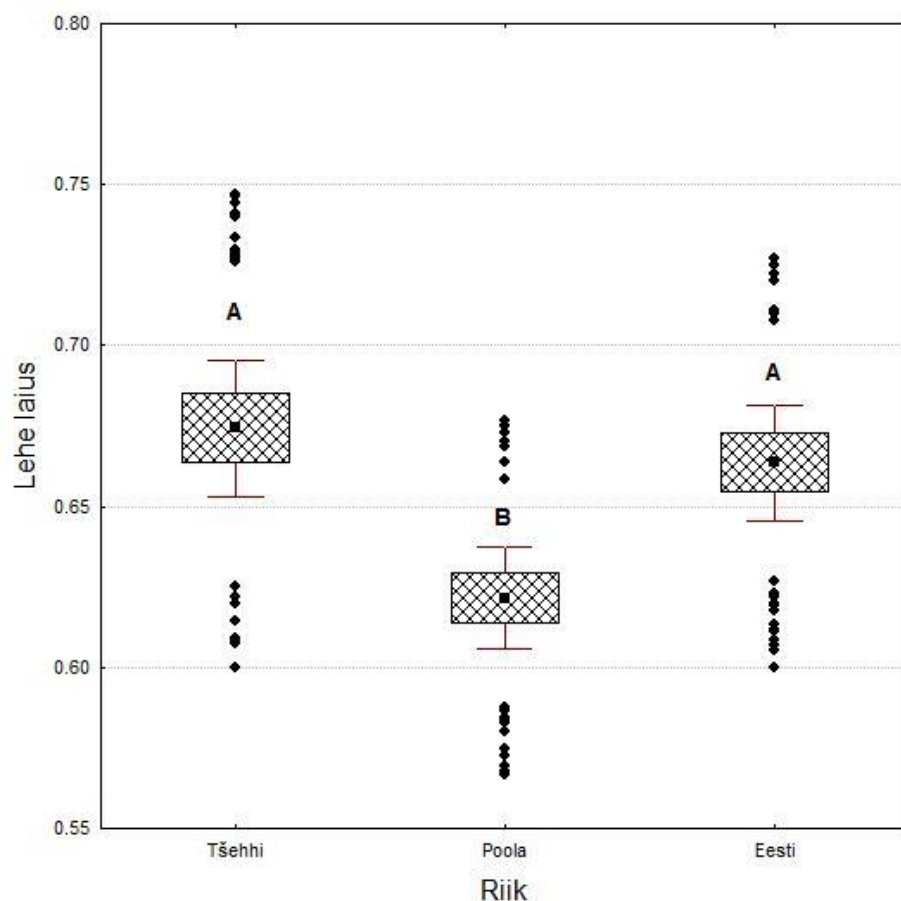
Joonis 7. Kogutud taimede õisikute keskmine laius (sentimeetrites) Tšehhi, Poola ja Eesti populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel 8 tulevad välja alpi ristiku lehe keskmiste pikkuste erinevused eri riikide populatsioonides. Joonis näitab, et kõige pikemad lehed olid Eesti populatsioonide taimedel, vastavalt 3,25 cm ning lehe keskmine pikkus oli väikseim Poola taimedel, küündides kõigest 2,8 cm-ni. Tšehhi populatsioonides saadi keskmiseks lehe pikkuseks 2,9 cm. Eesti populatsioonide isendite keskmiselt suurem lehe pikkus oli statistiliselt oluliselt erinev Poola ja Tšehhi populatsioonide lehe pikkusest.



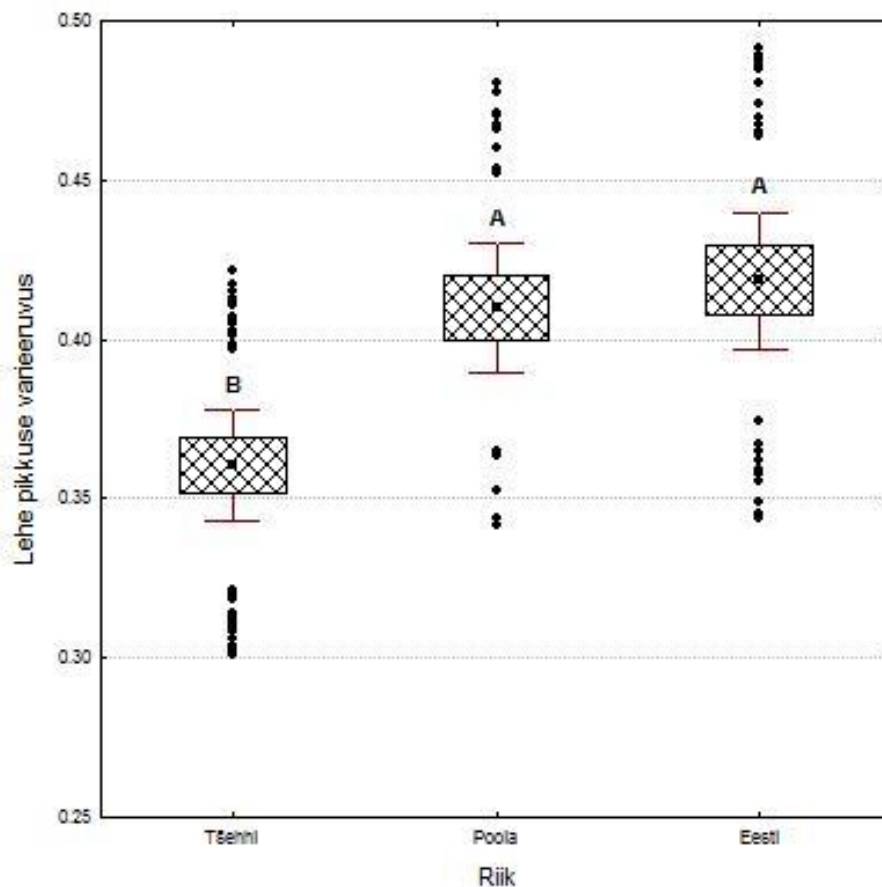
Joonis 8. Lehe pikkuse (LP) keskmised väärtused (sentimeetrites) eri riikides kasvavates populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Keskmised lehe laiuse (LL) väärtused eri riikide populatsioonide taimedel on välja toodud joonisel number 9 (vt Joonis 9). Lehe laius oli suurim Tšehhi taimedel ning väikseim Poola populatsioonide taimedel. Tšehhis saadi keskmiseks lehe laiuseks 0,675 cm, Eestis 0,670 cm ning Poolas 0,625 cm. Kõik need erinevused on statistiliselt olulised.



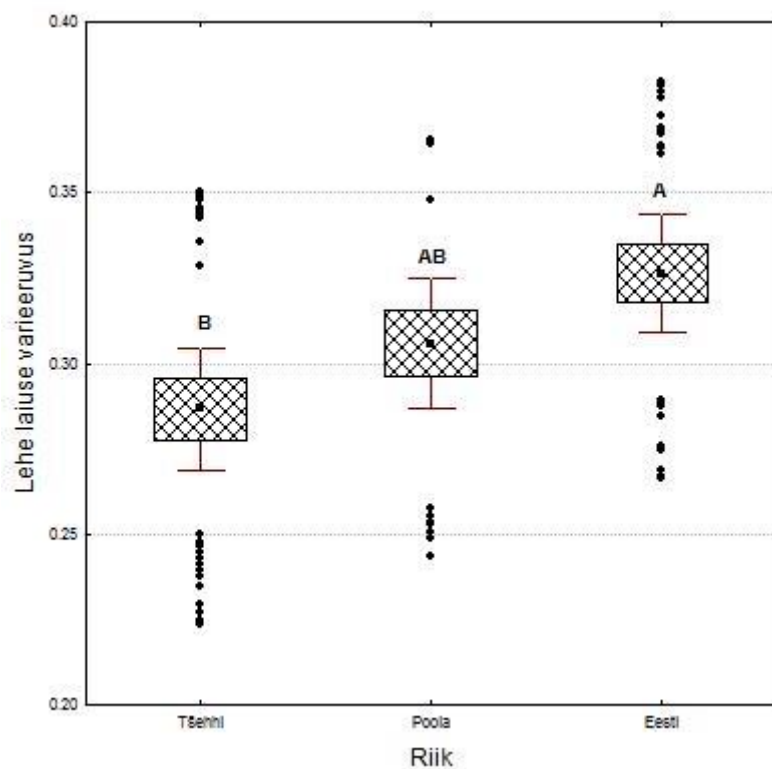
Joonis 9. Lehe laiuse (LL) keskmised väärtused (sentimeetrites) eri riikide populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel 10 on välja toodud kogutud taimeisendite lehtede pikkuse (LP) keskmised variatsioonikordajad eri riikides. Tšehhis saadi lehe laiuse keskmiseks variatsioonikordajaks 0,36, Poolas 0,41 ning Eestis ligikaudu 0,42. Kõik need erinevused on statistiliselt olulised.



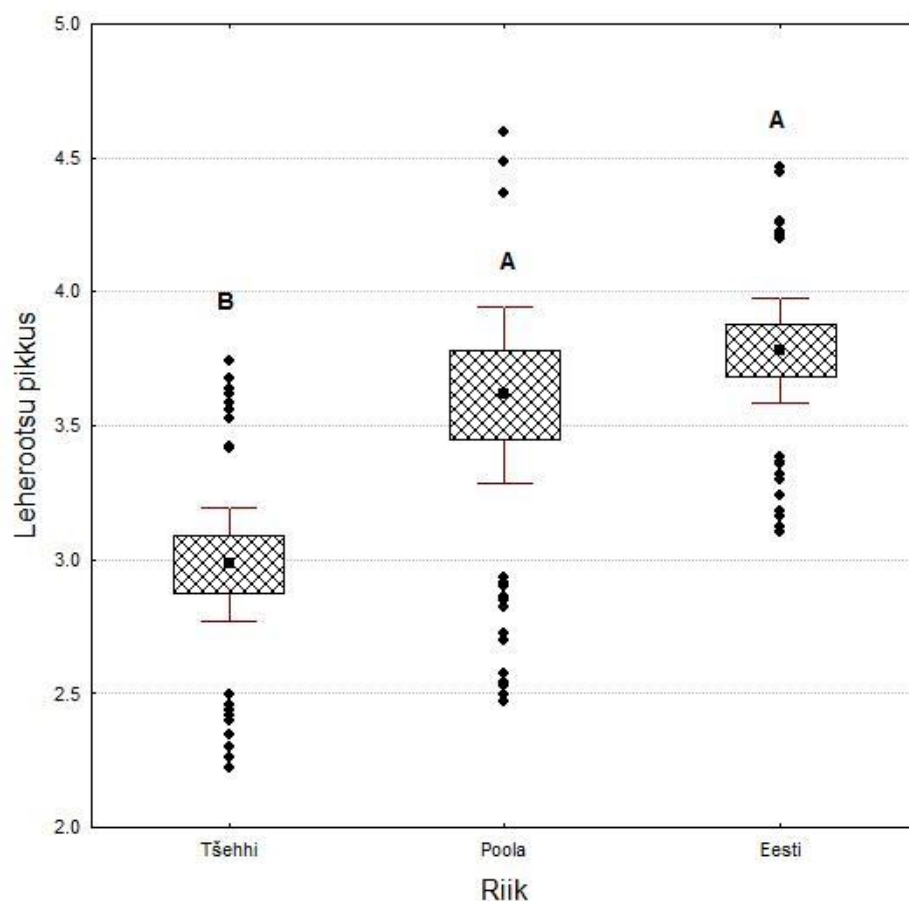
Joonis 10. Lehe pikkuse (LP) keskmised variatsioonikordajad eri riikide populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel 11 on näha kogutud taimeisendite lehtede laiuse (LL) keskmised variatsioonikordajad eri riikides. Lehe pikkuse keskmine variatsioonikordaja Tšehhis oli 0,29, Poolas ligikaudu 0,31 ning Eestis ligikaudu 0,33. Kõik need erinevused on statistiliselt olulised.



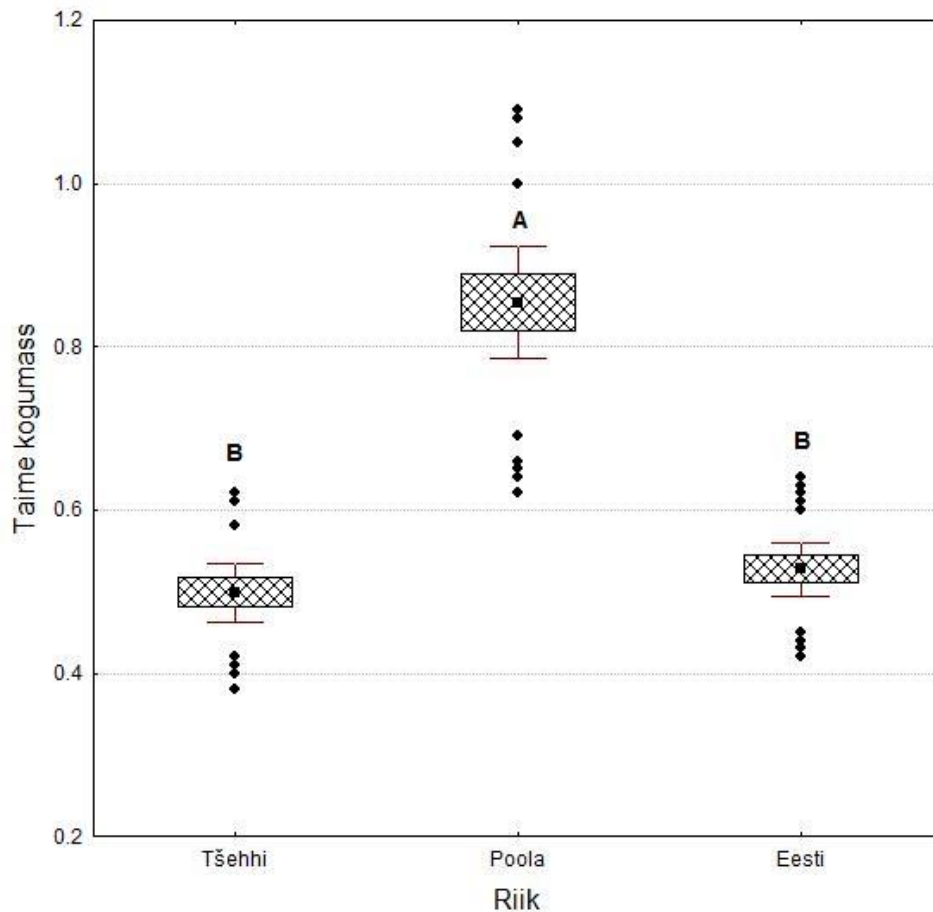
Joonis 11. Lehe laiuse (LL) keskmised variatsioonikordajad eri riikide populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel 12 on näha taimede leherootsu keskmised pikkused. Kõige pikemad rootsud olid Eesti taimedel – keskmiselt 3,8 cm. Pikkuselt järgmised ehk 3,65 cm mõõdeti olid Poola taimedel ning kõige lühemad rootsud olid Tšehhi taimedel, jäädes keskmiselt 3 cm pikkuseks. Kõik need välja toodud erinevused on statistiliselt olulised.



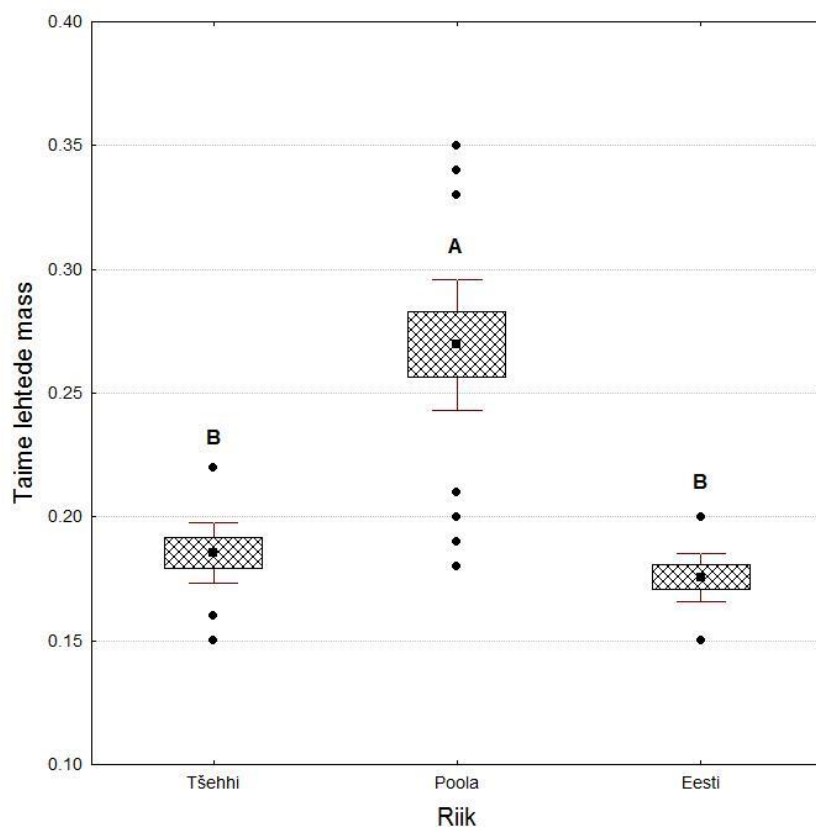
Joonis 12. Kogutud taimeisendite leherootsu pikkused (sentimeetrites) eri riikides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Allolev joonis (vt Joonis 13) näitab Tšehhi, Poola ja Eesti taimede keskmist kogumassi, mis on väljendatud grammides. Suurima kogumassiga ehk 0,86 grammised taimed kasvasid Poolas. Eesti ja Tšehhi kasvukohtade taimede kogumass oli tunduvalt väiksem. Eestis saadi keskmiseks kogumassiks 0,53 g ning Tšehhis 0,5 g. Poola populatsioonide isendite keskmiselt suurem kogumass oli statistiliselt oluliselt erinev Eesti ja Tšehhi populatsioonide kogumassist.



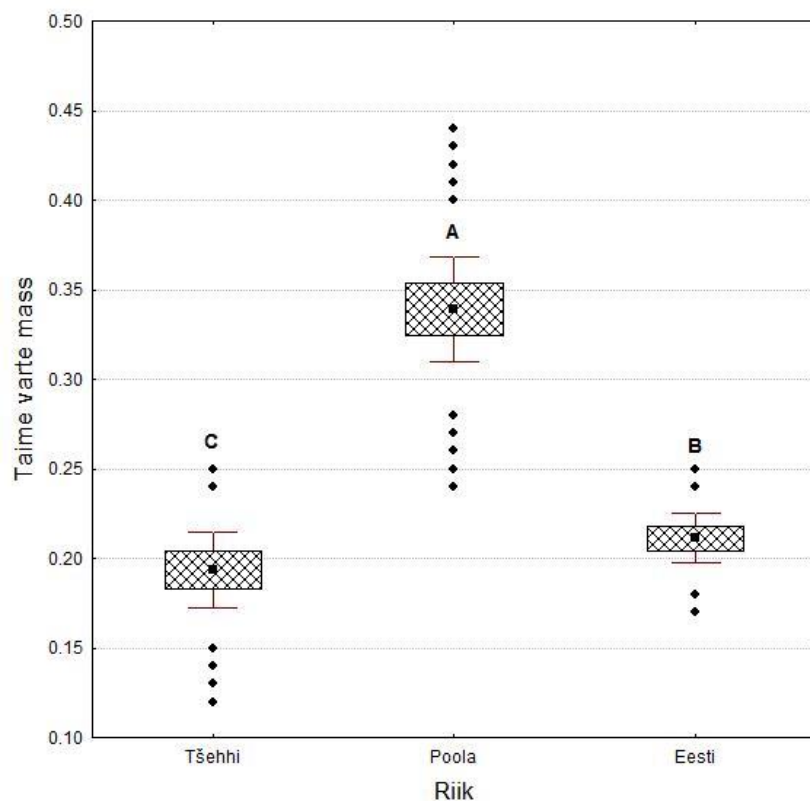
Joonis 13. Tšehhi, Poola ja Eesti taimede keskmised kogumassid (grammides). Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel number 14 on näidatud lehtede massi keskmised väärtused grammides ning nende erinevust riigiti. Suurim lehtede mass saadi Poola taimedel ning selleks oli 0,27 g. Tšehhi taimede mass oli väiksem, 0,185 g ning Eesti taimede mass veel väiksem – ligikaudu 0,175 g. Poola populatsioonide isendite keskmiselt suurem lehtede mass oli statistiliselt oluliselt erinev Eesti ja Tšehhi populatsioonide lehtede massist.



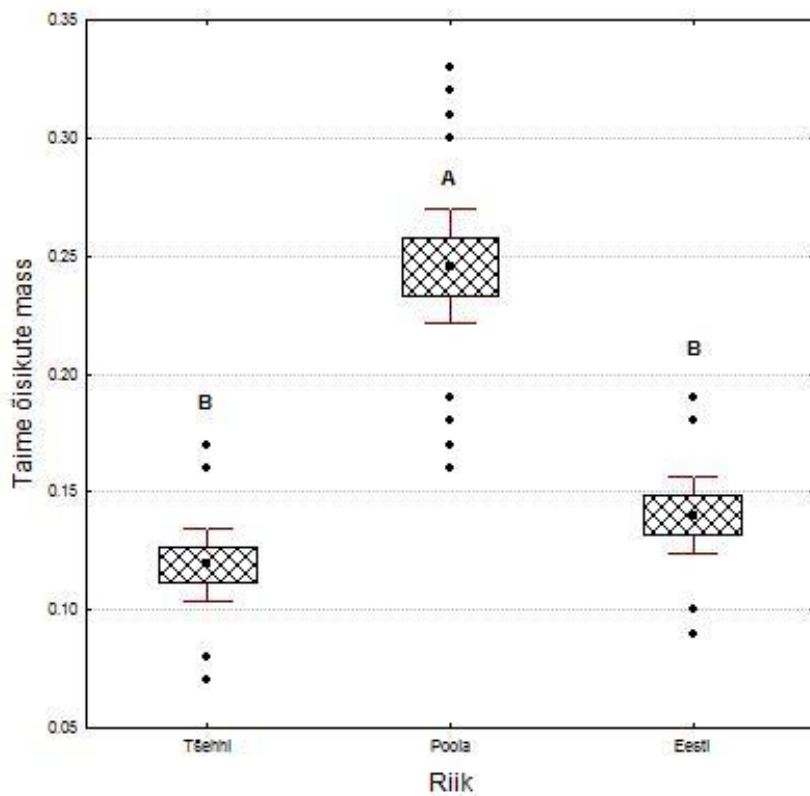
Joonis 14. Kogutud taimeisendite lehtede keskmine mass (grammides) Poola, Tšehhi ja Eesti populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Kogutud taimeisendite varte keskmist massi kirjeldab joonis number 15 (vt Joonis 15). Vastava karp-vurr diagrammi järgi on keskmine varte mass suurim Poolas, järgneb Eesti ning seejärel Tšehhi. Poolas saadi keskmiseks massiks 0,34 g, Eestis 0,21 g ja Tšehhis ligikaudu 0,19 g. Poola populatsioonide isendite keskmiselt suurem varte mass oli statistiliselt oluliselt erinev Eesti ja Tšehhi populatsioonide varte massist.



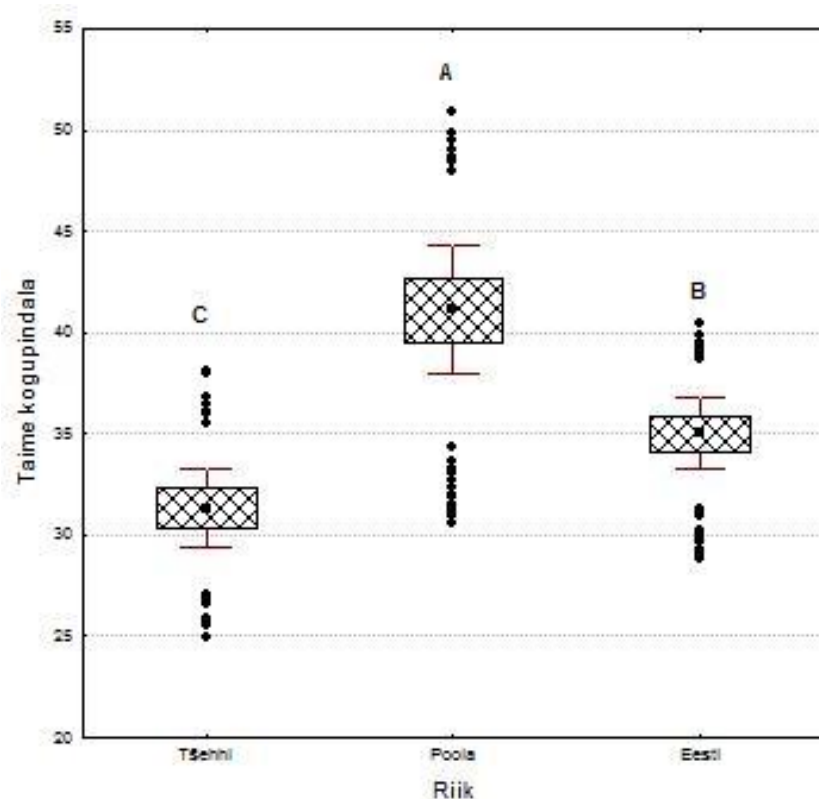
Joonis 15. Taimeisendite varte keskmine mass (grammides) eri riikides kasvavates populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel number 16 on näha teave kogutud taimeisendite õisikute massi kohta. Joonisel oleva karp-vurrud diagrammi järgi on Poolas õisikute keskmine mass kõige suurem ehk 0,25 g, Eestis 0,14 g ning Tšehhis 0,12 g. Poola populatsioonide isendite keskmiselt suurem õisikute mass oli statistiliselt oluliselt erinev Eesti ja Tšehhi populatsioonide õisikute massist.



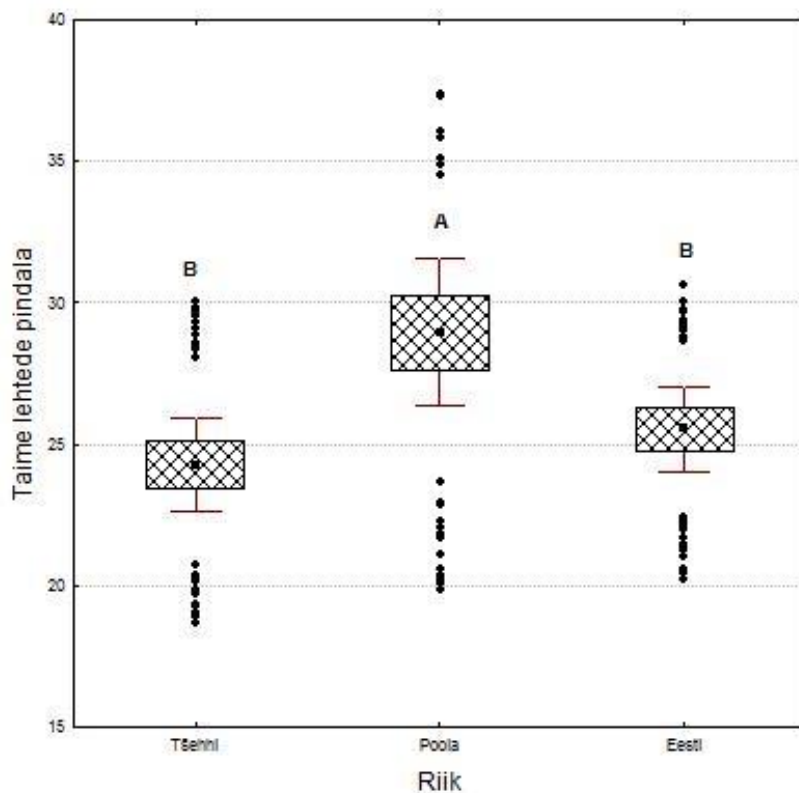
Joonis 16. Kogutud taimede keskmine õisikute mass (grammides) eri riikide populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel number 17 on välja toodud kogutud taimeisendite keskmine kogupindalad eri riikides. Suurima kogupindalaga isendid kasvasid Poolas ning väikseima kogupindalaga taimed Tšehhis. Poola taimedel saadi kogupindalaks 41 cm², Eesti taimedel 35 cm² ning Tšehhi isenditel 31 cm². Kõik need erinevused on statistiliselt olulised.



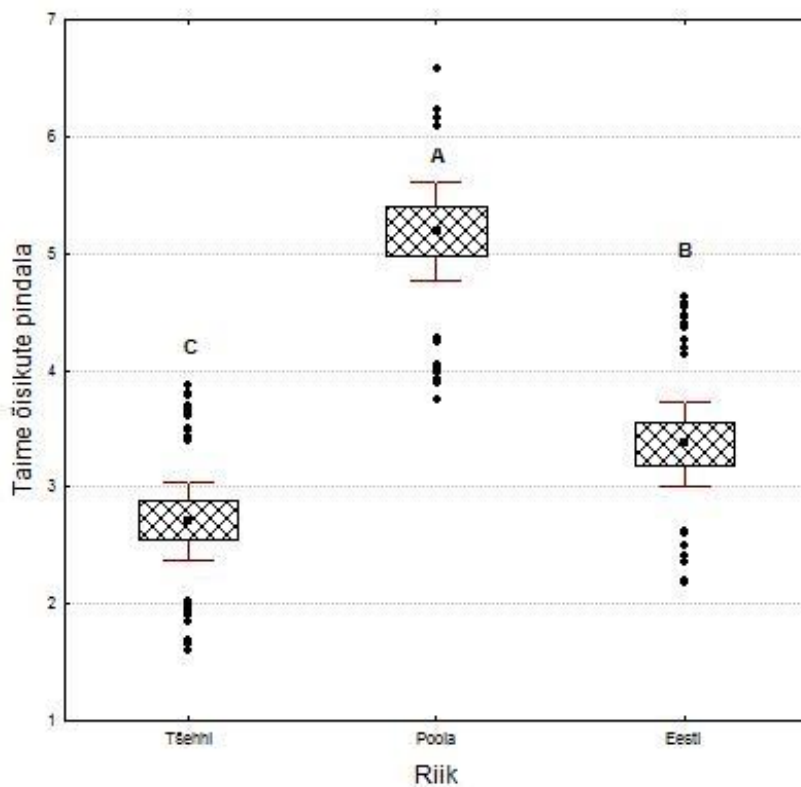
Joonis 17. Eri riikide populatsioonide isendite keskmised kogupindalad väljendatuna ruutsentimeetrites. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel 18 on kujutatud kogutud isendite lehtede keskmised pindalade väärtused riikide kaupa. Kõige suurem keskmine pindala saadi Poola taimedel ning selleks oli 29 cm². Eesti taimede pindala oli keskmiselt 25,5 cm² ning Tšehhi populatsioonidel keskmiselt 24,5 cm². Kõik mainitud erinevused on statistiliselt olulised.



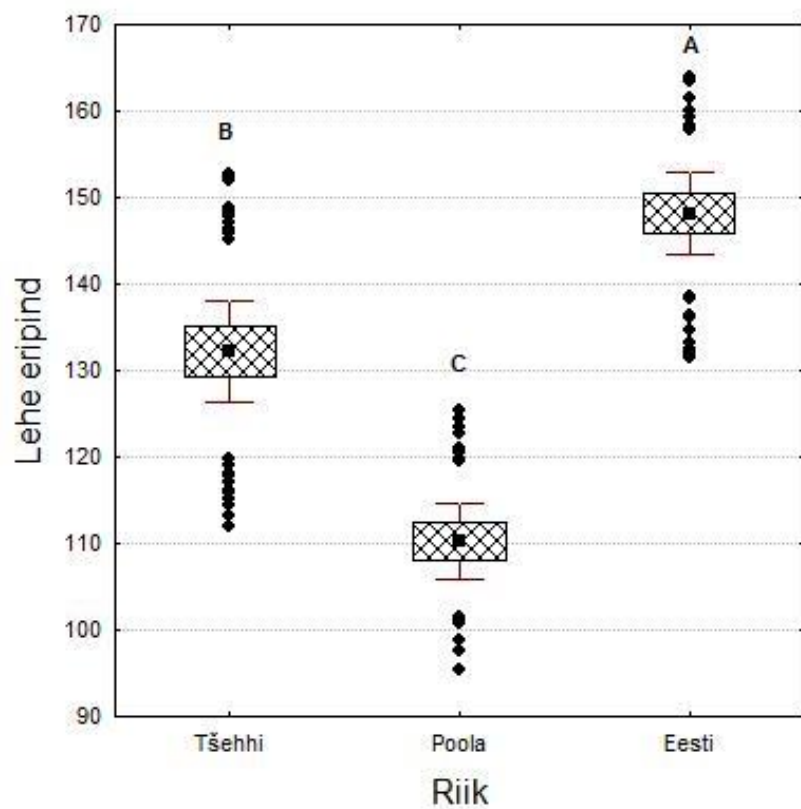
Joonis 18. Tšehhi, Poola ja Eesti populatsioonide keskmised taime lehtede pindalad (ruutsentimeetrites). Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Kogutud taimeisendite õisikute keskmisi pindalasid ja nende erinevust riikide lõikes saab näha jooniselt number 19 (vt Joonis 19). Tšehhi taimede õisikute pinda oli väikseim, ehk keskmiselt $2,7 \text{ cm}^2$, Eesti õisikute keskmine pindala $3,4 \text{ cm}^2$ ning Poolast korjatud taimede õisikute pindala oli suurim – $5,3 \text{ cm}^2$. Poola populatsioonide isendite keskmiselt suurem õisikute pindala oli statistiliselt oluliselt erinev Tšehhi ja Eesti populatsioonide õisikute pindalast.



Joonis 19. Taimeisentite õisikute keskmine pindala (ruutsentimeetrites) eri riikides kasvavates populatsioonides. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

Joonisel 20 on näha Tšehhi, Poola ja Eesti populatsioonidest kogutud taimede lehe eripind ehk SLA (*specific leaf area*). Suurim SLA väärtus ehk $148 \text{ mm}^2/\text{mg}$ oli Eesti populatsioonide taimedel. Tšehhi taimelehtede eripind oli keskmiselt $134 \text{ mm}^2/\text{mg}$. Väikseim SLA väärtus ehk $110 \text{ mm}^2/\text{mg}$ saadi Poola isenditel. Eesti populatsioonide isendite keskmiselt suurem eripinna väärtus oli statistiliselt oluliselt erinev Tšehhi ja Poola populatsioonide lehe eripinna väärtusest.



Joonis 20. Taimlehtede eripind ehk SLA Tšehhis, Poolas ja Eestis kasvavates populatsioonides, väljendatuna mm²/mg-des. Joonise märgistus on sama, mis kirjeldatud Joonise 3 legendis.

6. ARUTELU

Alpi ristiku indiividide kohasus on leviala eri piirkondades erinev – leviala piiril ehk Eesti populatsioonides on kohasus madalam kui keskosas, kuid erinevusi leiti ka leviala keskosa ehk Tšehhi ja Poola populatsioonide osas. Samuti oli olulisi erinevusi lehe suuruse liigisiseses varieeruvuses, mis oli Tšehhi populatsioonidega võrreldes oluliselt suurem Poola ja Eesti populatsioonides.

Ühemõõtmelised dispersioonianalüüsid näitasid, et kõige suurema kohasusega taimeisendid kasvasid Poolas, kus uuritud populatsioonid paiknesid mägisemate alade vahel olevatel tasandikel, ehk liigi kasvuks kõige optimaalsemates tingimustes. Taimeisendid olid kõige vähem stressis ning sellest tingituna suurimate mõõtmetega. Olles Poola populatsioonides suurimate mõõtmetega, oli isenditel seejuures suurem ka nende varte pikkus, õisikute ja lehtede arv ning mõõtmed (vt Joonised 3-7) ja lehe pindala (vt Joonis 18). Tulemustele tuginedes võib väita, et erinevusi esines ka leviala keskosa populatsioonide kohasuse vahel. Tšehhis paiknesid populatsioonid mägisematel aladel, seega olid sealsed kliimaatilised tingimused võrreldes Eesti ja Poolaga veidi karmimad ning taimed seetõttu suuremas stressis, mis omakorda kajastus nende madalamas kohasuses.

Taime kõrguse ja kasvukeskkonna vahel esineb positiivne seos ehk mida soodsam on keskkond, seda rohkem suudab taim panustada kõrguskasvu. Diaz *et. al* (2016) sõnul on taime kõrgus seotud tema viljakusega, ehk on oluliseks taime kohasuse indikaatoriks. Keskmine varre pikkus ehk taime kõrgus oli suurim Poola populatsioonides ning väikseim Tšehhis (vt Joonis 4). Cornelissen *et al.* (2003) sõnul on kõrgusel positiivne seos lehe pindala, biomassi ja laiuskasvu vahel, seega olles ise pikem, on taimel pea alati suurem mass (vt Joonised 13 – 16), rohkem lehti (vt Joonis 3) ning suurem kogupindala, lehtede- ja õisikute pindala (vt Joonised 17 – 19). Stressitingimustes, ehk antud uurimuses Tšehhis ja Eestis tuli taimedel leida kompromiss kõrguskasvu panustamise ja stressitingimuste üleelamise vahel. Eriti keeruline on see Eesti populatsioonide puhul, mis kasvavad alusmetsas (Sikk 2017), kus valgustingimused on tänu puittaimedest tingitud suuremale valguskonkurentsile veelgi ebasoodsamad kui Tšehhi ja Poola rohumaapopulatsioonides.

Lehtede pindala varieeruvus on seotud taime kasvukohas olevate kliimatingimuste, kõrguse ja laiuskraadi varieeruvusega, millest tingituna võib taimel esineda kas kuuma-, külma-, kiirgus-, või põuastress (Cornelissen *et. al* 2003). Stressi tõttu on taimelehed suhteliselt väikse pindalaga. Seos levila eri piirkonna (kasvukoha optimaalsuse) ja lehe suuruse vahel tuleb välja isendite kohasuses. Tulemuste kohaselt on keskmised lehtede pindala väärtused suurimad levila keskosas kõige optimaalsemate keskkonningimuste korral ehk Poola mägede vahelistel tasandikel kasvavatel isenditel (vt Joonis 18). Tšehhi jääb samuti leviala keskmisse, kuid sealsed isendid on väiksemate lehtedega ja tõenäoliselt stressis, kuna kasvavad mägistel aladel ning kogevad seetõttu karmimaid ökoloogilisi tingimusi (eriti võivad alpi ristiku kohasust negatiivselt mõjutada madalad temperatuurid nii öösiti kui ka talviti). Leviala põhjapiiril on alpi ristiku kohasus madal ning lehtede pindala väike, kuna sealsed populatsioonid on vähese valguse tõttu stressis.

Analüüside tulemused näitavad, et alpi ristiku lehe pikkuse ja laiuse liigisisene varieeruvus on leviala eri piirkondades erinev (Joonised 10 ja 11). Kuigi varasema uuringu (Sikk 2017) põhjal võinuks eeldada, et liigisisene varieeruvus levila piiril on madalam kui levila keskosas, siis tulemused näitasid, et nii lehe pikkuse (Joonis 10) kui ka laiuse (Joonis 11) puhul oli isendi keskmine lehe tunnuse variatsioon kõige madalam hoopis Tšehhi kooslustes, ning nendega võrreldes oluliselt kõrgem Poola ja Eesti kooslustes.

Liigisisese varieeruvuse uurimiseks oli oluline kaasata töösse andmed alpi ristiku leviala erinevatest piirkondadest ehk hõlmata suurem geograafiline gradient. Laanisto & Hallikma (2016) sõnul on lähestikku paiknevate taimepopulatsioonide geneetiline mitmekesisus tõenäoliselt pigem väike ning ainult lokaalsel tasandil uuringuid tehes ei pruugi populatsioonidevahelised erinevused ja liigisisese varieeruvuse mustrid ilmned. Liigisisene varieeruvus oli kõige väiksem Tšehhis, kus paiknesid populatsioonid mägisematel aladel, seega olid sealsed kliimaatilised tingimused võrreldes Eesti ja Poolaga veidi erinevamad. Poola tasandike tingimused olid alpi ristiku jaoks kõige soodsamad ning on teada, et soodsate kasvutingimuste puhul on liigisisene varieeruvus pigem väike. Sikk (2017) bakalaureusetöö tulemusena selgus, et Eestis kasvavad isendid on kasvukohtade vähese valgustatuse tõttu liiga stressis, et plastilisust välja näidata. Kaljund *et. al* (2018) uurimuse tulemusena selgus, et liigi leviala põhjapiiri ehk Eesti populatsioonid asuvad ruumiliselt üsna lähestikku, mis viitab sellele, et siinsetes populatsioonides toimub ulatuslik klonaalne paljunemine. Seega oletatav klonaaalsuse suurem proportsioon ning kõrge stress võisid seletada Eesti populatsioonide vähest liigisisest varieeruvust. Seega on võimalik, et liigisisene varieeruvus seostub kasvukoha

tingimuste optimaalsusega unimodaalselt – väga suure ja väga väikese stressi puhul on funktsionaalsed tunnused populatsioonis väheplastilised, samas kui keskmise stressi puhul on taimede liigisisene varieeruvus pigem suur. Analoogete tulemusi on leitud ka varem (Jung *et al.* 2010), kes seostasid kõrge abiootilise stressiga koosluste madala liigisisese varieeruvuse määra elupaigast tingitud valikusurvega (näiteks äärmuslikult külma kliimaga elupaikades ei saagi taimed väga pikaks kasvada); ning madala abiootilise stressiga koosluste madala liigisisese varieeruvuse määra koosluse nišidünaamikaga (biootiline konkurents taimede vahel sunnib iga populatsiooni väga rangetesse niširaamidesse).

Leherootsu pikkus on tunnus, mis näitab kõige enam rohttaimede plastilisust. Leherootsu keskmine pikkus oli kõige suurem Eesti taimedel, järgnes Poola ning seejärel Tšehhi (vt Joonis 12). Leherootsu abil reguleeritakse valguse kättesaadavust ehk mida vähem jõuab taimeni valgust, seda pikemaks taim oma leherootsud kasvatab. Kuna on teada, leviala põhjapiiril ehk Eestis peab alpi ristik taluma karmimaid ökoloogilisi tingimusi ning peamiseks piiravaks ja stressi tekitavaks teguriks on vähene valgus (Sikk 2017), oli ootuspärane, et leherootsu keskmine pikkus oli suurim just Eestis. Tšehhi ja Poola mägisematele aladel on optimaalsemad kasvukohatingimused ehk rohkem valgust. Sealsetes tingimustes ei pea taimed oma leherootsusid nii pikaks kasvatama, et valguseni jõuda.

Lisasime analüüsi taime funktsionaalse tunnuse SLA ehk lehe eripinna, kuna selle abil saab hinnata taime fotosünteesilist võimekust (Awal *et al.* 2004). Lehe eripind näitab taimelehtede paksust ning mida suurem on lehe eripind, seda rohkem on taim stressis. Cornelissen *et al.* (2003) sõnul on taimeleht suur ja õhuke juhul, kui taim kasvab pimedas ning üritab oma fotosünteesivat pinda maksimeerida. LEDA andmebaasi kohaselt on alpi ristiku lehe eripinnaks mõõdetud keskmiselt $110 \text{ mm}^2/\text{mg}$ (jäädes vahemikku $100\text{--}135 \text{ mm}^2/\text{mg}$) (The LEDA Traitbase 2019). Leviala põhjapiiril ehk Eesti populatsioonides saadi aga keskmiseks SLA väärtuseks $148 \text{ mm}^2/\text{mg}$, mis tähendab, et põhjapiiri kasvukohtades on kehvemad valgustingimused (vt Joonis 20). Kuna ressursivaeses ehk ebaoptimaalses keskkonnas on SLA väärtus enamasti suurem, oli see tulemus ootuspärane. Leviala keskosas paiknevate Tšehhi populatsioonide taimelehtede eripind oli keskmiselt ($134 \text{ mm}^2/\text{mg}$) ning ka seal on eeldatavasti taimed rohkem stressis. Väikseim SLA väärtus (ehk $110 \text{ mm}^2/\text{mg}$) saadi Poola isenditel.

KOKKUVÕTE

Töö eesmärgiks oli välja selgitada keskkonnatingimuste mõju alpi ristiku populatsioonide funktsionaalsetele tunnustele leviala eri osades – levila servas ehk põhjapiiril (Eestis) ning levila keskosas (Tšehhis ja Poolas). Populatsioonide kasvukohtade erinevusi arvestades püüti välja selgitada, kas alpi ristiku indiviidide kohasus ja liigisisene varieeruvus on leviala piiril ja keskosas erinev.

Erinevuste teada saamiseks mõõdeti kõigi kasvukohtade populatsioonides erinevaid funktsionaalseid tunnuseid, mis on oluliselt seotud keskkonnatingimuste ja taime kohasusega (näiteks taime kõrgus, lehe eripind, leherootsude pikkus, lehtede pindala, varre pikkus). Andmestiku koostamiseks ja andmete analüüsimiseks kasutati andmetöötlusprogramme MS Excel 2010, Statistica 8 (StatSoft 2007) ja pilditöötlusprogrammi ImageJ. Seoste uurimiseks rakendati ühemõõtmelist dispersioonianalüüsi.

Töö tulemustele tuginedes selgus, alpi ristiku indiviidide kohasus on leviala eri piirkondades erinev – leviala piiril ehk Eesti populatsioonides on kohasus madalam kui keskosas, kuid erinevusi leiti ka leviala keskosa ehk Tšehhi ja Poola populatsioonide osas. Kõige suurema kohasusega taimeisendid kasvasid Poola rohumaadel, kus uuritud populatsioonid paiknesid liigi kasvuks kõige optimaalsemate tingimustega kasvukohtades. Leviku servaalal oli kohasus väiksem, kuna perifeersed liigid peavad taluma karmimaid ökoloogilisi tingimusi, antud juhul kannatavad Sikk (2017) uurimuse põhjal Eestis alusmetsas kasvavad populatsioonid puittaimedest tingitud suurema valguskonkurentsi all ning on seetõttu rohkem stressis. Ka Tšehhi rohumaade isendid olid madalama kohasusega, kuna populatsioonid kasvasid mägistel aladel, kus ökoloogilised tingimused on karmimad (madalad temperatuurid nii öösiti kui talvel). Stressitingimustes suunab taim oma energia paljunemise asemel häiringutega toimetulekule, mistõttu on tema kohasus madalam kui soodsate tingimuste puhul.

Olulisi erinevusi leiti lehe suuruse liigisiseses varieeruvuses, mis oli Tšehhi populatsioonidega võrreldes oluliselt suurem Poola ja Eesti populatsioonides. Kuigi varasema uuringu (Sikk 2017) põhjal võinuks eeldada, et liigisisene varieeruvus leviala piiril on madalam kui leviala keskosas,

siis tulemused näitasid, et nii lehe pikkuse kui ka laiuse puhul oli isendi keskmine lehe tunnuse variatsioon kõige madalam hoopis Tšehhi kooslustes.

Taimede kohasuse ja liigisisese varieeruvuse uurimine ja taimede käitumismustrite teada saamine liigi leviala eri osades annab aimu, kuidas liik tulevikus aset leidvate võimalike häiringute või suuremate muudatuste puhul toime tuleb. Leviku põhjapiiril asuvate alpi ristiku populatsioonide uurimine võib aidata mõista protsesse (levila laienemine, ahenemine või liigiteke), mis võivad toimuda muutuvates keskkonnatingimustes. Levikupiiril asuvate populatsioonide uurimine ja kaitsmine on oluline ka elurikkuse säilimise seisukohalt. Alpi ristiku kasvukohtade säilimise tagamiseks tuleks neis paigus piirata intensiivset metsamajanduslikku tegevust, vältida tallamist ning alade liigset võsastumist.

SUMMARY

The aim of this Master's thesis was to study populations and environmental conditions of purple globe clover (*Trifolium alpestre* L.) located on the northern edge and in the centre of its distribution. This work tried to find out if there are differences between plant fitness and intraspecific variation on the edge and in the centre populations of purple globe clover distribution area.

To find out the differences, the study concentrated on plant height, specific leaf area (SLA), leaf area and petiole length which are significantly associated with environmental conditions. To compose and analyze the data, MS Excel 2010, Statistica 8.0 and ImageJ were used. To determine statistically significant differences between the means of groups, univariate analysis of variance *Tukey-hoc*-test was used.

Results show that the fitness differs based on the location in the distribution range – on the edge of the distribution range (in Estonia), population's fitness is lower than it is in the centre of the distribution range, although differences were found also in the centre of the distribution range (in Czechia and Poland). Plants with the highest fitness were most common in Polish grasslands, where studied populations were located in the most optimal conditions for growth. Fitness on the distribution edge was lower, because of the fact that species on peripheral area have to tolerate harsher ecological features. In this case, based on Sikk (2017) study, populations in Estonia grow under woody plants and are thereby suffering from inadequate light conditions, and are more stressed. Specimens in Czechia were also with lower fitness, since populations grew on a mountainous region, where ecological conditions are harsher (lower temperatures at nights and in winter). Under stress, a plant uses its energy to stay alive rather than to reproduce, therefore the fitness is lower than it would be under better circumstances.

There were significant differences in intraspecific variation in leaf size, which was higher in populations located in Poland and Estonia. Although based on an earlier study (Sikk 2017), it would have been expected that intraspecific variation on the edge of distribution area is lower than in the centre. The results showed that for both, leaf length and width, the average leaf variation of the specimen was lowest in populations in Czechia.

Research on fitness, intraspecific variation and behavioural patterns of a plant species can give an insight on how the species might adapt with disturbances or major environmental changes. Studying northern populations of purple globe clover may help to understand processes (expansion or constriction of distribution area or speciation), which might take place in changing environmental conditions. It is important to study and protect populations at the periphery of the geographic range for conserving biodiversity, because they are more vulnerable to extinction. To maintain the habitat conditions of purple globe clover, it's important to restrict intensive forestry, avoid trampling and scrub growth.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., Violle, C. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **13**: 217-225
- Anderberg, A. 2000. Alpklover. *Trifolium alpestre* L.
[WWW] <http://linnaeus.nrm.se/flora/di/faba/trifo/trifalp.html> (27.03.2019)
- Association Tela Botanica. 2000-2010. Le reseau de la botanique francophone.
[WWW] <https://www.tela-botanica.org> (09.04.2019)
- Awal, M. A., Ishak, W., Endan, J., Haniff, M. 2004. Determination of Specific Leaf Area and Leaf Area – leaf Mass Relationship in Oil Palm Plantation. *Asian Journal of Plant Sciences* **3(3)**: 264-268
- Briers, R.A. 2003. Range limits and parasite prevalence in a freshwater snail. *The Royal Society* **270**: 178-180.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garneir, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A, Pausas, J.G., Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380.
- Eesti eElurikkuse andmebaas
[WWW] http://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=7991#k_desc (06.02.2019)
- Eesti taimede uue levikuatlase tööversioon. Pärandkoosluste Kaitse Ühing.
[WWW] https://otluuk.github.io/atlas/taxon/Trifolium_alpestre.html (04.03.2019)
- Eicwald, K., Kask, M., Talts, S., Vaga, A., Varep, E. 1959. Eesti NSV Floora III. Tallinn: Eesti riiklik kirjastus. 536 lk.
- Guo, Q., Taper, M., Schoenberger, M., Brandle, J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: From centre to margin. *Oikos* **108**: 47–57.
- Channell, R. 2004. The Conservation Value of Peripheral Populations: the Supporting Science. Department of Biological Sciences, Fort Hays State University, U.S.A.

- Coombe DE. 1968. *Trifolium* L. In: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA et al., eds. *Flora Europaea* vol. 2. *Cambridge University Press*. lk 129-136.
- Danish Nature Agency. 2016. Vascular plants in Denmark recorded under the The Nationwide Monitoring and Assessment Programme for the Aquatic and Terrestrial Environments (NOVANA).
[WWW] <https://www.gbif.org/occurrence/1250908926> (27.03.2019)
- Díaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 646–655.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönlisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J & 15 others 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529(7585)**: 167-171.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, **15(5)**, 688-695.
- Gaston, J. K., 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press. 280 lk.
- Gitay, H., Noble, I.R. 1997. What are plant functional types and how should we seek them? *Cambridge University Press*. lk 3–19. Hanski, I. 2018. Sõnumeid saartelt: Elurikkuse ilmatuur. Tallinn: Varrak. 333 lk.
- Hampe, A., & Petit, R. J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters*. **8(5)**: 461-467.
- Hardie, D. C., Hutchings, J. A. 2010. Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews* **18**: 1-20.
- Harley, C.D.G., Bertness, M.D. 1996. Structural interdependence: an ecological consequence of morphological responses to crowding in marsh plants. *Functional Ecology* **10**: 654-661.
- Holt, R. D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary ecology research* **5(2)**: 159-178.

- Jung, V., Albert, H. C., Violle, C., Kunstler, G., Loucougaray, G., Spiegelberger, T. 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology* **102**: 45-53.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of ecology*. **98(5)**: 1134-1140.
- Kaljud, K., Leht, M., Jaaska V. 2018. High genotypic diversity and strong spatial structure in populations of *Trifolium alpestre* with low seed production. *Nordic Journal of Botany* **36(4)** njb-01705
- Kreile, V. 2005. Vegetation of pine forests on the Daugava riversides. Latvian University Raksti **685**: 38–68.
- Kukk, T. 2013. Eesti taimede kukeaabits. Tallinn: Varrak. 415 lk.
- Kukk, T. 1999. Eesti taimestik. Tartu – Tallinn: Teaduste Akadeemia Kirjastus. 464 lk.
- Kull, T. 2015. Ilu ja valu levila piiril. – *Schola Biotheoretica XLI – Piiride teooria*. Lk 55-60.
- Laanisto, L., Hallikma, T. 2016. Taimede liigisisest varieeruvusest ja selle modulaarsusest. *Schola Biotheoretica XLII*. Elu varjatud mustrid. *Eesti Loodusuurijate Selts*. Tartu 2016
- Lauber, K., Wagner, G., Gygax, A. 2012. Flora Helvetica. Flora der Schweiz, 5., vollständig überarbeitete Auflage, Haupt Bern. 1656 S.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Böger, L., Quero, J. L., Garcia-Gomez, M., Soriano, S., Maestre, F.T., Gross, N. 2015. Traits of neighbouring plants and space limitation determine intraspecific trait variability in semi-arid shrublands. *Journal of Ecology* **103**: 1647-1657.
- Leduc, N., Douglas, G. C., Monnier, M., Connolly, V. 1990. Pollination in vitro: effects on the growth of pollen tubes, seed set and gametophytic self-incompatibility in *Trifolium pratense* L. and *T. repens* L. *Theoretical and Applied Genetics* **80**: 657–664.
- Lemke I. H., Kolb, A., Diekmann, M. R. 2012. Region and site conditions affect phenotypic trait variation in five forest herbs. *Acta Oecologica* **39**: 18–24.
- Lenski, R. E. 2017. What is adaptation by natural selection? Perspectives of an experimental microbiologist. *PLoS Genet* **13(4)**: e1006668
- Looduskaitseadus (RT I 2004, 38, 258) § 10 lg 4

- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 178–185.
- Moles, A.T. & Leishman, M.R. 2008 The seedling as part of a plant's life history strategy. In M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson (Eds.) *Seedling Ecology and Evolution*. 217–238.
- Moles, A. T., Warton, D., Warman, L., Swenson, N. G., Laffan, S. W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A., Leishman, M. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* **97**: 923-932.
- Osborne, J. 2011. *Trifolium alpestre*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2011: e.T176395A7232474
[WWW] <https://www.iucnredlist.org/species/176395/7232474#conservation-actions>
(09.04.2019)
- Parsons, P., A. 1991. Evolutionary Rates: Stress and Species Boundaries. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **22**: 1-18.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Gurvich, D. E., Urcelay, C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, **61**(3): 167-234.
- Price, J., Tamme, R., Gazol, A., de Bello, F., Takkis, K., Uria-Diez, J., Kasari, L., Pärtel, M. 2017. Within-community environmental variability drives trait variability in species-rich grasslands. *Journal of Vegetation Science* **28**: 303-312
- Primack, R.B., Kuresoo, R., Sammul, M. 2008. *Sissejuhatuse looduskaitsebioloogiasse*. Eesti Loodusfoto, Tartu. 416 lk.
- Raudsepp, L. 1981. *Eesti õistaimi*. Tallinn: Valgus. 339 lk.
- Rothmaler, W., Jäger, E., J., 2011. *Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband* Gebundene Ausgabe. 944 lk.
- Roze, I. 2015. *Vascular flora of Latvia 13: Legume family (Leguminosae)*/Editor in chief V. Šulcs. Salaspils: Institute of Biology, University of Latvia. 170 lk.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 415–436.
- Sikk, K. 2017. *Alpi ristiku (Trifolium alpestre L.) populatsioonid Eestis: stressirikas elu levikupiiril*. Bakalaureusetöö. Tartu. 41 lk.

- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Tabaka, L., Krall, H., Jankevičiene, R. 1996. Perekond ristik. Kuusk, V., Tabaka, L., Jankevičiene, R. (koost). Flora of the Baltic countries. Tartu: Eesti Loodusfoto AS. 405 lk.
- Talts, S., Kask, M., Vaga, A. 1966. Eesti taimede määraja. Tallinn: Valgus. 1187 lk.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2.
[WWW] <https://www.iucnredlist.org/species/176395/7232474> (21.08.2019)
- The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of Northwest European flora.
[WWW] <https://uol.de/en/landeco/research/leda/> (18.08.2019)
- Viikmaa, M. 1996. Klassikalise geneetika leksikon.
[WWW] <http://webhost.ut.ee/~martv/genolex.html> (12.08.2019)
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et al. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.
- Väljaots, P. 2008. Liikide funktsionaalsed tüübid. Balakaureusetöö. Tartu. 31 lk.
- Zohary, M., Heller, D. 1984. The Genus *Trifolium*. Jerusalem: The Israel Academy of Sciences and Humanities. 606 lk
- Weither, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology. *Journal of Vegetation Science* **10** (5): 609-620.
- Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., & Hodgson, J. G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist*, **143**(1), 155-162.

LISAD

Lisa 1. Lihtlitsents lõputöö salvestamiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

ning juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Mina, Keili Sikk,

Sünniaeg 02.11.1994,

1. annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud lõputöö
Regionaalsed erinevused alpi ristiku (*Trifolium alpestre* L.) populatsioonide funktsionaalsetes
tunnustes,

mille juhendaja on Lauri Laanisto PhD,

- 1.1. salvestamiseks säilitamise eesmärgil,
- 1.2. digiarhiivi DSpace lisamiseks ja
- 1.3. veebikeskkonnas üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega
isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor

allkiri

Tartu, 23.08.2019

Juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Luban lõputöö kaitsmisele.

(juhendaja nimi ja allkiri)

(kuupäev)

(juhendaja nimi ja allkiri)

(kuupäev)